



TITLE:

ニホンザルの二足運動能力に関する解剖・生理・運動学的総合研究

AUTHOR(S):

中務, 真人

CITATION:

中務, 真人. ニホンザルの二足運動能力に関する解剖・生理・運動学的総合研究. 2003

ISSUE DATE:

2003-03

URL:

<http://hdl.handle.net/2433/85205>

RIGHT:

ニホンザルの二足運動能力に関する解剖・生理・ 運動学的総合研究

Anatomical, Physiological, and Kinesiological Study of
Bipedal Capability in the Japanese macaque

(課題番号12440245)

平成12年～14年度 科学研究費補助金基盤研究(B)(2)
研究成果報告書



平成15年3月

代表研究者 中 務 真 人
京都大学・大学院理学研究科

ニホンザルの二足運動能力に関する解剖・生理・
運動学的総合研究

Anatomical, Physiological, and Kinesiological Study of
Bipedal Capability in the Japanese macaque

(課題番号12440245)

平成12年～14年度 科学研究費補助金基盤研究(B)(2)

研究成果報告書

平成15年 3 月

代表研究者 中 務 真 人

京都大学・大学院理学研究科

目 次

緒 言	1
研 究 発 表	3
研 究 論 文	
猿まわしの調教を受けたニホンザルにおける 二足と四足歩行時のエネルギー消費の比較	7
中務真人、荻原直道、浜田 穰、平崎鋭矢	
ニホンザル二足歩行の訓練効果 ―運動学的分析―	45
平崎鋭矢、荻原直道、中務真人	
Kinematic analysis of bipedal locomotion of a Japanese macaque who lost its forearms due to congenital malformation.	57
Naomichi Ogihara, Hiraku Usui, Eishi Hirasaki, Yuzuru Hamada, Masato Nakatsukasa	
Skeletal response to bipedalism in macaques: with emphasis on cortical bone distribution of the femur	73
(マカクにおける二足性に対する骨格の反応：大腿骨の緻密骨分布について)	
Masato NAKATSUKASA	
口頭発表抄録	91

緒 言

常的二足性の進化は人類進化のメルクマールであり、これまで解剖学・生理学的な面から見た機能適応、それらの適応過程などを明らかにするため様々な研究が行われてきた。ところが、常的二足性は現生霊長類においてヒトのみに見られる行動様式であり、他に比べられるべき霊長類はいない。そのため、こうした研究、とりわけ機能形態学的研究においてはヒトが二足性に機能適応しているということを前提とした上で、その適応の分析をする（しかし機能適応への検証はない）という一種の循環論的な問題を避けることができなかった。しかしながら近年、猿まわしのための二足訓練を受けたニホンザルは直立姿勢を獲得することや四肢骨の頑丈性が著しく増加することが明らかになり、そのことから二足歩行の運動効率も著しく向上していることが示唆されるようになってきた。これは、ヒトの祖先が二足性に適応をはじめた直後一行動的には二足性に特殊化をはじめながら、形態的（遺伝的）にはそうした特殊化を果たしていない時期—のモデルとしてまさに理想的なものである。ところが、顕著な二足適応したニホンザルにおいて、生理学的、解剖学的、運動学的なデータを集めることは大きな意味があるにも関わらず、これまでこうした点に注目した調査はほとんど手つかずであった。

この研究では、高度の二足訓練を受けたニホンザルについて、二足起立・歩行によるエネルギー消費量などの生理学的データ、骨格の形態学的調査、二足歩行時の四肢、体幹のキネマティクスに関するデータを収集し比較分析をすすめた。これらの特殊な調教を受けたニホンザルに関する基礎的データの収集とその特徴を明確化することが目的であった。

本研究の特色、独創的な点はヒトの二足適応の比較対象として、著しい二足性適応をしたニホンザルに注目している点である。1日数キロ歩くなど、その二足運動能力の高さはこれまで示唆されることはあっても、数値として示されたことはない。とりわけ、二足歩行に伴うエネルギー消費量の研究は Taylor and Rawntree (1973) によるチンパンジーとオマキザルのデータがあるが、実験の困難さから他には全くデータがない。追試的な意味もあるが、もともと真猿類一般の中でも二足歩行の効率が悪いと言われているニホンザルが後天的に高度の訓練を受けることでどの程度までその効率を向上させているかを明らかにすることは二足性進化の要因や過程の研究に大きな影響を与えと考えられる。

これまで、ヒト以外の霊長類を用いた実験は国内外で数多く行われてきた。しかしながら猿まわしのために訓練を受けたニホンザルはこうした実験に用いられた霊長類に比べ、著しく二足運動能力が向上している。潜在的な能力を最大限発揮させることは通常の実験では著しく困難であり、本研究はこうした研究分野で稀な研究である。また、猿まわしという日本の伝統芸能と協力し、研究を進めるという点でも地の利をいかした他国ではまず

真似ができない研究である点も強調しておきたい。

本研究の成果は、2002 年 4 月にニューヨーク州バッファローで開かれた 71 回アメリカ形質人類学会、2002 年 6 月東京で開かれた第 18 回日本霊長類学会、同年 7 月東京で開かれた 2002 年国際人類民族学会議中間会議等で発表された。これらの発表の衝撃は非常に大きく、それは、その後一年足らずの間に研究代表者らがニューヨーク州立大学ストーニーブルック校、ジョージワシントン大学人類学部、アメリカ国立自然史博物館（スミソニアンインスティトゥーション）など国外研究機関から招かれ招待講演を行ったことから示される。

研究の遂行には、周防猿まわしの会（熊本県長陽村、山梨県河口湖町）に全面的な協力をいただき、文字通り会をあげての協力体勢で対応していただいた。同会の村崎梅二郎氏、村崎源太氏を始めとする会社役員の皆様、多忙なスケジュールの中、貴重な時間を割いて実験に協力していただいた村崎新八氏、村崎五郎氏他、調教師の皆様、またその他、阿蘇ならびに河口湖猿まわし劇場関係者の皆様に深く謝意を表します。また、実験設備、その運用などさまざまな面について、以下の皆様のご助言、協力を頂きました。佐藤秀樹氏、西園一雄氏、石崎栄一氏、日高昭氏（島津メディカルサービス株式会社）、堂本順氏（株式会社島津製作所）、須永雅彦氏（スナガインパルス）。ここに心より感謝の意を表します。

（研究代表者・中務真人）

研究組織

研究代表者

中務真人（京都大学・大学院理学研究科）

研究分担者

浜田 穰（京都大学・霊長類研究所）

平崎鋭矢（大阪大学・大学院人間科学研究科）

荻原直道（京都大学・大学院理学研究科）

研究経費

平成 12 年度	7,700 千円
平成 13 年度	1,800 千円
平成 14 年度	2,000 千円
計	11,500 千円

研究発表

(1) 学会誌等

- Nakatsukasa M., Ogihara N., Hamada Y., Goto Y., Yamada M., Hirakawa T., Hirasaki E. (in press) Energetic Costs of Bipedal and Quadrupedal Walking in Japanese Macaques. *Am. J. Phys. Anthropol.*
- Nakatsukasa M., Hayama S. (in press) Skeletal response to bipedalism in macaques: with emphasis on cortical bone distribution of the femur. *Cour. Forschungsinst. Senckenb.*
- Hirasaki E., Ogihara N., Hamada Y., Nakatsukasa M. (2003). Do highly-trained monkeys walk like humans? *Anthropol. Sci.* 111, 120.
- Nakatsukasa M., Hirasaki E., Ogihara N., Yamada M., Hamada Y. (2003) Energy expenditure for bipedal walking in Japanese macaques. *Anthropol. Sci.* 111, 119.
- Nakatsukasa M., Hirasaki E., Ogihara N., Hamada Y. (2002) Energetics of bipedal and quadrupedal walking in Japanese macaques. *Am. J. Phys. Anthropol. Suppl.* 34, 117
- Hirasaki E., Ogihara N., Hamada Y., Nakatsukasa M. (2002). Kinematics of bipedal locomotion in bipedally-trained Japanese macaques (monkey performance monkeys). *Am. J. Phys. Anthropol. Suppl.* 34, 85
- Nakatsukasa M., Hirasaki E., Ogihara N., Hamada Y. (2002) Are energetic costs for bipedalism and quadrupedalism same in primates? *Primate Res.* 18, 377

(2) 口頭発表

- Hirasaki E. (2003) Studying primate bipedal walking. International Symposium sponsored by the MEXT "Human Origins and Environmental Backgrounds" March 20 - 22, Kyoto, Japan
- Nakatsukasa M. (2003) Energetic costs of bipedal and quadrupedal walking in Japanese macaques: implications for the origins of human bipedalism. International Symposium sponsored by the MEXT "Human Origins and Environmental Backgrounds" March 20 - 22, Kyoto, Japan
- E. Hirasaki E. (2003). A preliminary analysis of head movement in *Hylobates lar* and *Macaca fuscata* during bipedal and quadrupedal walking. Mini symposium on Locomotion and Spatial Orientation, Jan 30, New York, USA).
- Hirasaki E., Ogihara N., Hamada Y., Nakatsukasa M. (2002). Kinematics of bipedal locomotion in

bipedally-trained Japanese macaques (monkey performance monkeys). The 71st Annual Meeting of the American Association of Physical Anthropologists, Apr 10-13, Buffalo, NY, USA.

Nakatsukasa M., Hirasaki E., Ogihara N., Hamada Y. (2002) Energetics of bipedal and quadrupedal walking in Japanese macaques The 71st Annual Meeting of the American Association of Physical Anthropologists, Apr 10-13, Buffalo, NY, USA.

中務真人、平崎鋭矢、荻原直道、浜田穰 (2002) 霊長類における二足歩行と四足歩行のエネルギーコストは同じなのか. 第18回日本霊長類学会大会. 7/19-7/21. 東京

Hirasaki E, Kumakura H, Matano S. (2002). Head movement during locomotion in a gibbon and Japanese macaques. The 19th Congress of International Primatological Society, Aug 4-9, Beijing, China.

Hirasaki E, Ogihara N, Hamada Y, Nakatsukasa M. (2002). Do highly-trained monkeys walk like humans? Inter-Congress of the International Union of Anthropological and Ethnological Science 2002 (Sep 22-27, Tokyo, Japan).

Nakatsukasa M., Hirasaki E., Ogihara N., Yamada M. Hamada Y. (2002) Energy expenditure for bipedal walking in Japanese macaques. Inter-Congress of the International Union of Anthropological and Ethnological Science 2002 (Sep 22-27, Tokyo, Japan).

研 究 論 文

猿まわしの調教を受けたニホンザルにおける二足と四足歩行時のエネルギー消費の比較

中務真人、荻原直道、浜田 穰、平崎鋭矢

キーワード ロコモーション、エネルギー代謝、二足性、*Macaca fuscata*、呼吸の生理学

はじめに

二足性がポジショナルビヘイビアの主要な要素をしめるヒト以外の霊長類は現存しない。このことは、人類の二足性進化を種間比較によって進める上で非常に大きな問題である。現生人類は高度に特殊化した二足歩行者である。現生人類における解剖学的、生理学的研究は常的な二足性の十分条件は何かを物語ってくれるものの、こうした特殊化の程度を示さない、あるいは萌芽的にしか示さない（化石）霊長類がどれほど二足性の能力に優れていたかを評価する指標にそのまま使えるわけではない。しかしながら、二足性に特殊化したヒト以外の霊長類を実験的に入手することは不可能ではない。ヒト以外の霊長類を訓練して、二足歩行させ、娯楽や祭礼に用いるという伝統は古来アジアの諸国に認められ、日本も例外ではない。日本における猿まわしは1000年以上の伝統を持ち、現在でも人気の高い伝統芸能の一つである。猿まわし（周防猿まわし）のために調教されるニホンザル（*Macaca fuscata*）は日常的に一時間以上を二足で過ごす（Hayama et al., 1992; Iwamoto, 1985; Nakatsukasa and Hayama, in press）。これらのニホンザルにはヒト的な腰椎の前湾さえ発生することが知られている（Hayama et al., 1992; Preuschoft et al., 1988）。計算機によるシミュレーションによれば、これらのニホンザルにおける二足歩行のエネルギー支出は、比較的直立した体幹のため、通常のニホンザルのものに比べ1/3程度低くなっていると示唆されている（Ishida, 1991）。こうした点で、これらのニホンザルは、ヒト以外の霊長類における二足性のポテンシャルを量る上で格好の実験的二足歩行者である。

この論文では、これらのニホンザルの二足と四足歩行のエネルギー消費量の比較を行う。ロコモーションに伴うエネルギー消費は、野生動物の遊動行動の重要なようその一つでありながら（Steudel, 2000）、その実験的データは驚くほど少ししか蓄積されていない（Taylor et al. 1982）。特に、ヒト以外の霊長類における二足歩行のエネルギー消費を測定した先行研究はただ一つしかない。Taylor and Rowntree (1973)は、チンパンジーとオマキザルにおいて、二足と四足でも歩行の運動コストは変わらないという実験結果を示した。それ以来、類似した実験はいっさい行われていない。この研究は、ニホンザルを対象とした、これに関する世界で3番目の研究である。

材料と方法

実験に用いたのは周防猿まわしの会、阿蘇猿まわし劇場（熊本県、長陽村）において飼育されている二頭のニホンザルである。この劇場においては、他にも数頭の芸ザルが飼育されているが、この二頭はその中でもっともトレッドミル歩行に卓越した個体である。この点は、実験において重要な条件である。というのも、実験においては、トレッドミルの上を一定速度で2分以上安定した歩容で歩行することが求められるからである（実験の詳細については、後述）。猿まわしの芸ザルには、特別な血統というものは存在しない。周防猿まわしの会においては、二足訓練のため特別な器具や何らかの拘束を行うということはない。調教の最初は二足起立を学習させることであり、歩行は後の段階で始まる (Hayama et al., 1992)。調教師は、芸ザルがどの程度股関節と膝関節を伸展させているか、また腰部を伸展させているかに特別注意する。こうした訓練は15分程度続き、一日に数回繰り返される。こうした訓練の後（通常は1週間から、長くて1ヶ月）、安定した起立姿勢がとれるようになると二足歩行自体は困難なく行える。実験には周防猿まわしの会の全面的な協力の下に行われた。また、実験に当たり芸ザルに過度のストレスを与えないように注意を行った。

被験体1は9才11ヶ月、体重は11.6から12.5 kg、被験体2は3才11ヶ月、体重は4.7から6.2 kgであった (Fig. 1: 年齢は実験開始時、体重は実験開始時と終了時)。いずれの被験体とも2才から猿まわしの調教を受けていた。実験期間は2001年3月から2002年6月であった。

被験体にガスマスクを装着することが実験期間中には困難と予想したため、実験は気密性のチャンバー内で行った。チャンバーは透明なアクリル樹脂とアルミニウムフレームで作られ、つなぎ目はシリコン樹脂でコーティングした。チャンバーのサイズは縦横高さいずれも1.9mであった (Fig. 2)。被験体は調教師の同伴がなければ歩行を行わないため、調教師もチャンバー内に入り、取り付けた呼吸用チューブを通して外気を呼吸した。この条件のため、チャンバーのサイズが大きくなり、内部のガス濃度を計測するには問題が生じたが、被験体の性質上やむをえなかった。

チャンバー内に赤外線式ガス濃度感知装置 (Model CGT-7000, Shimadzu Corp.) を設置した。この装置は二酸化炭素、酸素濃度を同時に測定することができるが、後述する理由により二酸化炭素濃度変化をエネルギー消費の目安として採用した。通常、エネルギー消費量は単位時間・体重あたりの酸素消費量で評価される。そのため、我々の実験結果を先行研究のものと比較するためには呼吸商 [respiratory quotients (RQ: 発生二酸化炭素量/消費酸素量)] の推定が必要である。二酸化炭素を測定した理由は、ガス濃度感知装置の精度である。

大気中のガス組成を反映して（酸素 21%、二酸化炭素 0.05%）、感知装置の測定精度は酸素では二酸化炭素に比べ低い 10^{-2} vol% 対 10^{-4} vol%。この精度では実験中の酸素消費量を正確にモニターすることが困難である。しかし、実験の後半では比較的長時間の歩行を行い、酸素消費を増やすことで、呼吸商の推定も行った。

チャンバー内に 10 台の小型扇風機を取り付け、呼気ガスの拡散を促した。実験を始め、チャンバーを閉鎖して直後はガス濃度が非常に不安定に変動したが、平均で約 20 秒すると安定した二酸化炭素濃度上昇が観測された。そのため、ガス濃度の記録は、少なくともはじめの 20 から 30 秒を捨てて行った。記録は 10 秒おきに少なくとも 90 秒行った。各実験条件における平均的な実験時間は Table 2, 3 に示した。ばらつきはあるものの、二足歩行でも四足歩行でもおおむね 2 分程度であった。したがって、被験体は平均で約 2 分半の運動を行ったことになる。被験体が過度の疲労やストレスを示した際、また安定した歩行をやめた際、実験は中止し、継続時間が十分あればそれまでのデータを、計測時間が不十分であれば、前データを破棄した。このため、実験時間は通常の呼吸代謝量測定実験に比べ短いものにならざるを得なかった。

各々の被検体は 1.0 あるいは 1.5 から 4.5km/h の間の一定の速度で二足、あるいは四足歩行を行った。核実験において最初のセッションの開始前に試験歩行をウォームアップとして数分を行った。それ以降のセッションは各セッション間に数分の休憩を挟んで継続的に行われた。歩行速度と様式（二足、四足）はランダムに変更された。次のセッションまでの間、チャンバーは開けたままにされた。そうすることにより、設置された扇風機によって内部の空気のリフレッシュは十分行われた。

実験の経過時間に対する二酸化炭素濃度のプロットを示した(Figs. 3, 4)。最小自乗法による回帰直線は全てのセッションにおいて非常に高い相関を示した($r^2 > 0.98$)。Taylor et al. (1982) は、被検体が疲労状態になると酸素消費量が上昇することを観察している。それならば、著しい疲労状態に陥る場合は、こうした線形回帰は適していないことになる。しかしながら、われわれの実験条件下（中程度の持久性）ではそうした例は観察されなかった。回帰直線の勾配は被検体の体重で標準化された。この値 ($\text{CO}_2 \text{ ppm/sec/kg}$) を便宜的にエネルギー消費量の値とした。この値から酸素消費量を得るには、チャンバー内容積 ($6859 \times 10^3 \text{ ml}$ から被検体とトレーナー、実験機器の体積を引いた量) をかけ、それを呼吸商で割ればよい。しかし、今回の実験では呼吸商が不明確であったため、酸素消費量への換算は行わなかった（後述）。($\text{CO}_2 \text{ ppm/sec/kg}$) を便宜的にエネルギー消費量として用いて、個体間比較を行った場合は、トレーナーや被検体の体格の違いを無視していることになるが、それらの違いはチャンバー容積に比べ無視できるほど小さい。実験中、チャンバー内の気圧は一定であるとの仮定で実験を行った。

呼吸商

この研究の第一の目的は二足歩行と四足歩行のロコモーションコストの違いを評価することである。従って、二酸化炭素濃度変化から酸素消費量を得ることは必ずしも必要ではない。むしろ問題となることは、呼吸商が各セッションごとにそれほど大きなばらつきを示さないということである。もし、これが正しいなら、二酸化炭素で評価しても酸素で評価しても二足対四足のエネルギー消費量比は（各被検体においては）同じはずである。以下に、この仮定を採用した根拠を述べる。

呼吸商はグルコースの分解下では理論的には 1 になる。呼吸基質に脂質やタンパク質が加わるとこの値は低下する。また、運動時呼吸によって発生した二酸化炭素の一部は筋や血液中に蓄えられる。その結果、一時的な呼吸商の定価が観察される。Figure 1 は実験期間中の被検体の体重を示している。被検体 1 が 2001 年 6 月に一時的に体重の低下を示す他はほぼ一定であった。このことは、飼育下にある被検体が著しく、脂肪やタンパク質の分解を行っていなかったことを示唆する。被検体 1 における体重低下の理由は不明であるが、このときに観察されたエネルギー消費量を他の時期の値と比べてみても(Fig. 5)、大きな違いは観察されない。したがって、この時期においても、著しく脂肪等が呼吸に用いられ、呼吸商に大きな変動を与えたとする強い根拠はない。これらの被検体はほぼ一定したバランスのとれた餌を与えられており（主食として、芋、豆類、トウモロコシ、大麦、米など、その他、果物、野菜等の補食）、経験的にこうした状況では呼吸商が通常範囲（0.8–0.9）から大きく逸脱しないことは知られている。

実験期間の後半になって、酸素濃度計の利用が可能になったため、比較的長く継続できたセッションでは二酸化炭素と酸素濃度を同時にモニターし、呼吸商の推定を試みた。その結果が表である。

一見して明らかなように、計算された呼吸商の値は非常に変動が大きい（Table 1）。しかもセッションの間の変動だけでなく、セッション内の変動も大きい。そのため、われわれはこの変動は酸素濃度計の精度あるいはそのレスポンスの遅さによるのではないかと推測した。1 セッション内で呼吸商がランダムに（一律減少、一律増加でなく）変動するのは、通常は考えにくいからである。結果の章を参照すればわかるが、この変動の大きさに対し（被検体 1、3.5km/h 歩行では、0.52 から 0.98 まで変動している）、二酸化炭素発生量から推測されるエネルギー消費量の変動は小さく、しかもその値には速度に線形比例するなどの規則性が明らかに認められる（同様のことは、二足歩行のエネルギー消費量と四足歩行のそれとの比についてもいえる）。こうしたことは、仮に呼吸商がこのようにランダムに変動していれば起こりえない現象である。Figure 3 は比較的長いセッション（被検体 1）について二酸化炭素濃度と酸素濃度の変化を実験時間に対してプロットしたものである。二酸

化炭素濃度も酸素濃度も経過時間に対して線形に変化しているように見える（事実、統計的に有意な回帰式が得られる）。それにもかかわらず、このセッションに対して、呼吸商を計算すると、0.6 から 0.83 と大きな変動値が表れるのである。

計算された呼吸商の平均は被検体 1 で 0.7、被検体 2 で 0.65 である。この値は秘奥に低い。しかも、被検体 2 の値は理論的な最低値（体内の蓄積がない場合）よりも低い。これを説明する明らかな理由はないが、呼吸基質に脂肪が多く用いられている、あるいは体内に二酸化炭素が一時的に蓄積されているという可能性はあるかもしれない。しかし、呼吸基質に原因を求めるには低すぎる（脂肪のみであっても、0.7 以下にはならない）。また、今回の実験のように短い運動時間で最初から脂肪が呼吸基質として用いられるということは考えにくい。また、二酸化炭素が一時的に体内に蓄積されるなら、実験時間が長くなれば、飽和状態になり、呼吸商は上昇に転じるはずである。しかし、そのような傾向は認められない。どのような原因があるかにせよ、これらの値は通常値（経験的に 0.8 から 0.9 にあるといわれている）より低すぎることから、今回は採用せず、二酸化炭素発生量から酸素消費量の換算は行わなかった。

結果

Table 2 と Figure 6a は被検体 1 の実験結果をまとめて表している。被検体 1 については二足歩行のセッションが 39、四足歩行のセッションが 43 出会った。歩行速度はいずれについても 1.5 から 4.5km/h である。各条件での試行回数、平均的な実験時間は表に示されている。二足歩行でも四足歩行でも標準化された二酸化炭素発生量は歩行速度に性に比例している。最小自乗法による回帰直線式は、二足歩行については、 $y = 1.961x + 2.156$ ($r^2 = 0.957$)、四足歩行については、 $y = 1.504x + 1.582$ ($r^2 = 0.927$) である。これらの直線の傾斜には有意差が存在しない($p = 0.852$)。事実、二足歩行と四足歩行のエネルギー消費量の比は、1.28 から 1.38 の間におさまリ、その平均は 1.32 であった。

Table 3 と Figure 6b は被検体 2 の実験結果をまとめて表している。被検体 2 については二足歩行のセッションが 40、四足歩行のセッションが 27 出会った。歩行速度はいずれについても最高が 4.5km/h であった。最低は二足歩行については 1.0 km/h まで記録できた。結果は被検体 1 と同様な傾向を示した。二足でも四足でも、歩行速度と消費エネルギーの比はおおむね比例した。ただし、比較的低速においては若干ばらつきが認められた。おそらく、この変動は被検体の練度に関係しているのと推測される。1.5km/h を下回るような速度は、ニホンザルの自発的な歩行速度としては遅すぎる（未発表のデューティーファクターの分析結果から推測できる）ため、練度の相対的な低さが変動として表れたのではないだろう

か。2.5km/hでの歩行については、なぜか二足でも四足でもエネルギー消費量が低い。これらのデータは、一定の実験期間にとったのではないため、体調などを反映しているとも考えにくく、その理由は不明である。二足歩行と四足歩行の消費エネルギーの比はおおむね1.2前後を変動している。歩行速度に対するエネルギー消費量の回帰直線式は、二足歩行では、 $y = 1.65x + 4.68$ ($r^2 = 0.901$)、四足歩行では、 $y = 1.486x + 3.34$ ($r^2 = 0.960$)である。被検体1同様に、回帰直線の傾斜には統計的有意差が認められない ($p = 0.1079$)。

さらに、試行回数が少ないものの、この実験結果を補強するために別の実験も行った。被検体1について、試行の前半を四足歩行させ、後半では二足歩行に変化させた。それぞれ、歩行継続時間は約2分である。歩行速度は1.5, 3.0そして4.0 km/hで行った。図7は経過時間とエネルギー消費量の変化を示している。二足歩行に変化した後、いずれの歩行速度でもエネルギー消費量は有意に増加した。二足歩行と四足歩行のエネルギー消費量の比をこの連続的な実験から計算すると、1.15 (1.5km/h)、1.19 (3.0km)、1.17 (4.0km)となり、多試行平均値の比による値よりは小さい。これがサンプリングバイアスかどうかを判定するには試行回数が少なすぎるが、いずれにしても、この実験の結果は二足歩行が相対的に多くのエネルギーを必要とすることを明らかに示している。

考察

我々が行った実験手法はこれまで行われた実験方法とはいくつかの点で異なり、そのまま実験結果を比較することには問題があるかもしれない。例えば、Taylor et al. (1982) では、被検体は自然状態では見られないほど長時間 (15-30 分) 一定速度で走ることを要求されている。また、歩行 (走行) 速度も最高 11km/h まで達している。こうした実験条件設定は、彼らは温血動物のロコモーターエナージェティクスを幅広い系統群で、スケーリングを念頭に置いて調査しようとしていたことを反映している。そのため、実験条件の標準化がきわめて厳密になったのである。いっぽう、我々の目的はもっと特殊な比較、すなわち同一固体における二足歩行コストと四足歩行コストの比較、に限定されている。われわれの実験が比較的短時間であること、そのため推定したエネルギー消費量の妥当性に批判がおこることは十分予想される。一般的に、運動開始から4分以上たたないと、安定したエネルギー消費が得られない (安定状態) とされているからである。それ以前では、通常やや高めの値が得られるとされている (Taylor et al., 1982)。しかしながら、比較的長時間継続することができたいくつかのセッションで二酸化炭素の発生量を検討すると、5分以上立っても特に発生量が減少するという傾向は認められない (Figure 3 など参照)。このことは、おそらく我々の実験条件下で被検体は有酸素性呼吸によって運動し、無酸素性呼吸によるエネ

ルギー供給は有ったとしても、無視できる程度であったことを示していると解釈できる。また、以下の3つのうちの一つを仮定しないとこの実験結果の解釈はできない。すなわち、1) 被検体は非常に早い時期(計測以前)に安定状態に達していた、2) 被検体は実験途中に安定状態に達したが、その違いは見知できないほど小さかった、3) 被検体は5分過ぎても安定状態には未だ達していなかった、の3通りの解釈である。仮に三番目の解釈が正しかったとしても、各々の個体において二足歩行と四足歩行のエネルギーコストを比較するという目的であれば(二足でも四足でも同じ条件で計測しているのであるから)比較上の問題にはならないと考えられる。安定期以前に認められた二足歩行と四足歩行のエネルギーコストの違いが、安定期に達するとなくなるということを予想するいかなる根拠もないはずである。

さらに、われわれはこれまで行われた実験に対して、今後追試を行う上で現実的な問題があることを感じている。例えば、霊長類のように(移動性の大型四足獣と異なり)長時間移動運動を続けることがない動物に、15分以上の定速走行(しかも、速い場合は10km/hを超える速度で)をさせることは、現在の動物実験指針では多くの場合、クレームがつけられるのではないだろうか。まして、大型類人猿で同様の実験を行うことは現実的にはまず実現不可能であろうと考えている。それならば、理想的ではなく、厳密性に問題があるとしても、代替方法を考え、それをできる限り改良していくのが現実的なのではないだろうか。霊長類のように精神的に神経質な動物に、単調なタスクを長時間させることが非常に困難なことは、霊長類を実験に用いた研究者で有れば容易に理解できるであろう。猿まわしのために調教された猿は調教師が伴えば、かなりの時間、単調なタスクにも耐えることができる。それでも、10分もトレッドミルの上を歩くと、神経質な振る舞いを示すことはわれわれがはたで観察していても感じ取れる。これは、肉体的に疲労しているからでなく、単調だからである(屋外に散歩に連れて行けば、30分近くも二足歩行したり立ったりして散歩している)。

現代の採集民は、ヒト以外の霊長類に比べ、著しく広い遊動範囲と高いエネルギー消費を特徴とする(Leonard and Robertson, 1997)。この観点からいえば、これらの被検体における持久性ということは興味深い対象である。しかしながら、われわれは今回の調査ではこれについて特に調査の対象とはしなかった。一つは、上述のように、実験手法の制約からである。もう一つは、われわれはこの実験をプロトホミニド(“hypothetical protohominids” Rose, 1991を参照)のアナロジーとして行ったからである。Rose (1991)によれば、この仮想上のプロトホミニドは、多くの現生霊長類と類似したロコモーションのレパートリーを持つが、ただ一つ、主要なロコモーターレパートリーの一つとして二足歩行を行うという一点のみにおいて異なる、とされている。つまり、ここでいうプロトホミニドは鮮新世猿人のよう

に、その歩容については議論があるものの、二足性に実質的に特殊化してしまっている霊長類とは異なる前段階の存在なのである。われわれは、プロトホミニドにおける二足性発生の最初の段階から、持久性が自然淘汰の対象であったとは考えない。現生霊長類の自然状態での活動を観察すると、ロコモーションの持続時間は短く、断片的な活動が連続的に繰り返され、また、一日の総活動時間の中に占めるロコモーション時間の割合は（断片的な活動の総和としても）じつはかなり小さいのである。たとえば、チンパンジーで最も頻度が高いロコモーションは四足歩行だが、それでも四足歩行に用いられた全ての時間は、ポジショナルビヘイビア全ての時間に対して、その15%程度しかないのである(Hunt, 1992)¹。これは、1時間あたり9分にしかない。二番目に高頻度で見られるロコモーションは木登りだが、それに至っては、ポジショナルビヘイビア全ての時間に対して、その1%にも満たない。このような例を見ると、二足歩行に持久性が求められるようになったのは、二足歩行が最も主要なロコモーションタイプになった後であり、その発生時期ではなかったように考えられる。もちろん、こうした議論には二足歩行の発生した環境、それが用いられたコンテキストが完全に抜け落ちている。しかし、現在の我々の関心はむしろ、中程度の持久性（2、3分の連続歩行でも自然状態の霊長類の活動パターンからすれば長い方であろう）を伴う二足歩行はエネルギー的にヒト以外の霊長類にとって、効率が悪いのかどうか、また、ここでは触れなかった問題だが、その議論の延長として、仮にエネルギー的に効率が悪いとしても、それは二足歩行という行動に避けがたく依存していく過程で、つまり個体発生レベルでどれだけ改善されるのだろうか（適応能力）、ということなのである。

Taylor et al. (1982)以来、ヒト以外の霊長類における運動に伴うエネルギー消費研究は、実質的に皆無といってもよいであろう。特に、二足歩行に関連する研究となると、全く行われていない。我々の実験は、その意味で非常に重要である。残念なことに、呼吸商が不確定であるという問題のため、これまで出版されている代謝量のデータと直接の比較はできない。しかし、呼吸商は大体において0.8から0.9程度で一定であるという、多くの動物において知られている知見がここでも成り立つとすれば、ある程度の比較は可能である。Taylor et al. (1982)は、8.5kgのマントヒヒと5.1kgのベニガオザルの四足歩行のエネルギー消費量を求めている。仮に、われわれがもとめた二酸化炭素発生量とおおむね妥当であろ

¹ このオリジナルデータは2分間隔のフォーカルサンプリングに基づいているため、必ずしも一日の活動時間に対する比であるとは言えない。しかし、サンプリング数は非常に大きいため（たとえば、マハレのチンパンジーについては1万以上）、実際の時間比と大きな食い違いがあるとは考えられない。

う呼吸商 (0.8-0.9) を当てはめると、我々の被検体の酸素消費量は彼らのデータ (それぞれ体重が近い被検体の) にほぼ一致する²。このことは、われわれの実験方法の妥当性を補強する材料である。

様々な方法上の問題点はあるにせよ、Figure 7 に示された結果は、疑いなく、二足歩行はエネルギー的に四足歩行よりも劣ることを示している。残された問題点といえば、連続するセッション中に求められたエネルギー消費量の違いと、複数のセッション空も止められた平均値の差とが異なり、前者の方がやや低めになっていることである。しかしながら、これは実験の試行数が少ないため、現在の段階では議論することができない。実験の数を増やすこと、また、四足歩行から二足歩行に変えるだけでなく、二足歩行から四足歩行に変える、などの実験も必要であろう。

Taylor and Rowntree (1973) は、1.5 to 5km/h の速度の範囲内で、チンパンジーでもオマキザルでも二足歩行と四足歩行のエネルギー消費は同じであるという結果を示している。しかしながら、我々のデータは、速度にかかわらず(1.5-4.5km/h)、ニホンザルにおいては二足歩行が 20-30% 四足歩行よりもエネルギーを必要とする、ということを示している。唯一の例外は、被検体 2 が 1.5km/h で歩いたときのものであるが(Fig. 4b)、これは遅い歩行速度によっておこったバイアスであると考えられる。

なぜ、異なった結果が出たのだろうか。チンパンジーの四足歩行は哺乳類一般に比べて効率が悪いことが知られている (+36%: Taylor et al., 1982)。それならば、二足歩行の効率が相対的に「悪くない」ことも説明できるかもしれない。しかしながら、オマキザルはそれほど四足歩行の効率が悪いわけではないので(10% 程度、標準的な哺乳類より高い: *ibid.*)、同じ説明をすることは不可能である。他にもいくつかの可能性はある。たとえば、オマキザルの体重が小さいことはどうであろうか(被検体の平均、3.34kg)。事実、二足歩行の相対的なエネルギー効率は、体重の小さい被検体 2の方が被検体 1よりも小さい。この可能性はあるものの、被検体 2の体重はオマキザルよりも 1kg 程度しかかわらない(実験開始時)ことを考えると、強い根拠にかける。

もう一つの可能性は、ニホンザルが霊長類の中でも特に効率が悪い二足歩行者であるというものである。Yamazaki et al. (1985) はバイオメカニクス的手法を用いて、ニホンザル(通

² 以下の換算式で体重・時間あたりの酸素消費量に変換可能である。(Table 2, 3における体重あたり二酸化炭素発生率) $\times 0.0676 / \text{呼吸商}$ 。たとえば、被検体 2 が 3.5km/h (=0.97 m/sec) で四足歩行したときの体重あたりの酸素消費量は、呼吸商を 0.85 としたとき、0.68ml/kg/sec である。これは Taylor et al. (1982)の Figure 1C に表れている 5.1kg のベニガオザルの値とほとんど一致する。

常の実験用のニホンザルであるが)はテナガザル、チンパンジー、クモザルに比べ二足歩行へのポテンシャルが低いという結果を示している。もちろん、我々の被検体は通常の実験用ニホンザルに比べ、特段に優れた二足歩行者であることは疑いない。しかしながら、遺伝的に決定された解剖学的特徴の制約から、オマキザルよりも二足歩行のエネルギー効率が悪いのかもしれない。後肢の関節を半屈曲の状態で保持し、また重心の動揺を制御するために必要な筋活動 (Hirasaki et al., 2002)を考えれば、たとえ、前肢が運動から解放されたとしても、全身としてみたときに、二足歩行の方がより多くのエネルギーを必要としたことは十分理解できる。オマキザルの場合、長い尻尾がバランスをとる上で好都合だったという可能性も考えられるが、それについてはキネマティクスのデータが残されていないため、推測の域を出ない。

いずれにせよ、こうしたエネルギー消費に関する研究は極端に少ないのが現状であり、Taylor and Rowntree (1973) の結果をヒト以外の霊長類(あるいは真猿類)一般に適用することには慎重であるべきであろう。

ただし、ヒト以外の霊長類の二足歩行は本当にエネルギー消費から見たときに「非効率」であるかどうかという疑問については、われわれは必ずしも同意しない。むしろ、我々の実験結果も、二足歩行と四足歩行の間のギャップはエネルギー消費から見る限り狭いということを示していると解釈するべきであると考ええる。この点では、われわれは Taylor and Rowntree (1973)と同じ見解をとる。たとえば、Parsons and Taylor (1977)によれば、クモザルが懸垂運動によって移動するときは、同じ速度で(例えば、2km/h)四足歩行で移動するのよりも30-40% 余計にエネルギーが必要である。この割合は、明らかにニホンザルにおける二足歩行と四足歩行のエネルギー消費の違いよりも大きい。しかも、クモザルにとって懸垂運動は遊動・採食にとって非常に重要な行動であるにもかかわらずである。被検体1が2km/h で二足歩行するときのコストは、およそ3.0 km/h で四足歩行するときのコストと同じである。また、被検体2では2km/h での二足歩行のコストは3.2 km/h での四足歩行のコストに等しい(Figure 3)。こうした違いは大きいと言えるのだろうか。上述したように、一日の活動時間に占めるロコモーション時間は決して大きくない。(実際には考えられないが)仮にこれらのニホンザルが二足歩行を四足歩行と同じくらい主要なロコモーションタイプとして取り入れ、自然下で遊動したとしても、エネルギー消費から見て決して不可能とは言えないのではないだろうか。

我々は、これまで疾病のため急死した調教サルの骨格を2体観察した(13才と9才)。後肢長骨の緻密骨の肥厚、関節面の拡大傾向 (Nakatsukasa et al., 1995; Nakatsukasa and Hayama, in press, 本報告書)を除けば、これらの骨格には運動負荷によると思われる関節の異常や椎骨の異常変形は認められなかった。このことは、この程度の二足運動に伴う負荷はこれだ

け長期間に及んでも彼らの骨格系が元々兼ね備えている許容範囲（安全率）の中に収まっていることを示唆する。

この後の章でも示されるが、Hirasaki et al. (2002)はこれらエネルギー消費実験に用いられた被検体のキネマティクスについても検討を行っている。これらのマカクは通常のロコモーション実験に用いられるマカクに比べ、長いストライド幅と少ないストライド頻度を示す。側面から見た股関節の軌道は片足立脚期にヒト的な上向きのカーブを描く。頭部や体幹の動揺範囲は通常のニホンザルに比べて狭い範囲に落ち着いている。こうした特徴は、二足歩行の効率をより上昇させている可能性がある。これらの特徴は、個体変異はあるものの訓練されたニホンザルには共通して認められる。そのため、これらの特徴がどのように歩行の効率化に関係しているかを調べることはきわめて重要であると考えられる。残念ながら、今回の研究では、通常のニホンザルの二足歩行のエネルギー消費を計測することまではできなかった。そもそも実験の設定が長時間安定した歩行をするということを前提として組まれていたため、それを未調教のニホンザルに適用することができなかったためである。しかしながら、心拍数がエネルギー消費と高い相関をもっていることは知られており (Rose and Gamble, 1994)、こうした指標を用いて比較することは（心拍数のモニタリングは更に容易であるため）可能であろう。また、若い調教ザルを長期的に調査することにより、また、調査個体を増やすことにより個体発達的变化、調教個体間の変異より、歩容とエネルギー消費の関係を調べることも可能であろう。こうした調査はプロトホミニドにおける二足性適応の運動学的過程を推測する上で大きな手がかりを与えることが期待される。今回の科学研究費補助金による調査はこれで完了するものの、今後も様々な形で継続する必要がある。

謝辞

この実験にあたり、周防猿まわしの会には全面的な協力を頂いた。とくに調教師の方々には長い期間、忙しいスケジュールの中、繰り返し数多くのセッションに参加していただいた。関係者の協力に深く感謝する。実験設備、その他その運用については以下の皆様のご助言、協力を頂いた。佐藤秀樹氏、石崎栄一氏、日高昭氏（島津メディカルサービス株式会社）、堂本順氏（株式会社島津製作所）。これらの方々に感謝する。

引用文献

Hayama S, Nakatsukasa M, Kunimatsu Y. 1992. Monkey performance: The development of

- bipedalism in trained Japanese monkeys. *Acta Anat Nippon* 67:169-185.
- Hirasaki E, Ogiwara N, Hamada Y, Nakatsukasa M. 2002. Kinematics of bipedal locomotion in bipedally-trained Japanese macaques (monkey performance monkeys). *Am J Phys Anthropol Suppl* 34:85 (abstract).
- Hunt KD. 1992. Positional behavior of *Pan troglodytes* in the Mahale Mountains and Gombe Stream National Parks, Tanzania. *Am J Phys Anthropol* 87:83-105.
- Ishida H. 1991. A strategy for long distance walking in the earliest hominids: Effect of posture on energy expenditure during bipedal walking. In: Coppens Y, Senut B, editors. *Origine(s) de La Bipédie Chez les Hominidés*. Paris: CNRS. p 9-15.
- Iwamoto, M. 1985. Bipedal of Japanese monkeys and carrying models of hominization. In: Kondo S, editor. *Primate morphophysiology, locomotor analyses and human bipedalism*. Tokyo: University of Tokyo Press. p 251-260.
- Leonard WR, Robertson ML. 1997. Comparative primate energetics and hominid evolution. *Am J Phys Anthropol* 102:265-282.
- Nakatsukasa M, Hayama S, Preuschoft H. (1995). Postcranial skeleton of a macaque trained for bipedal standing and walking and implications for functional adaptation. *Folia Primat* 64:1-29.
- Nakatsukasa M, Hayama S. (in press). Skeletal response to bipedalism in macaques: with emphasis on cortical bone distribution of the femur. *Cour Forschungsinst Senckenberg*
- Parsons PE, Taylor CR. 1977. Energetics of brachiation versus walking: a comparison of a suspended and an inverted pendulum mechanism. *Physiol Zool* 50:182-188.
- Preuschoft H, Hayama S, Günther MM. 1988. Curvature of the lumbar spine as a consequence of mechanical necessities in Japanese macaques trained for bipedalism. *Folia Primatol* 50:42-58.
- Rose J, Gamble JG. 1994. *Human walking*. Baltimore: Williams and Wilkins.
- Rose M. 1991. The process of bipedalization in hominids. In: Coppens Y, Senut B, editors. *Origine(s) de La Bipédie Chez les Hominidés*. Paris: CNRS. p 37-48.
- Steudel K. 2000. The physiology and energetics of movement: effects on individuals and groups. In: Boinski S, Garber PA. editors. *On the move: how and why animals travel in groups*. Chicago: The University of Chicago Press. p 9-23.
- Taylor CR, Rowntree VJ, 1973. Running on two or on four legs: which consumes more energy? *Science* 179:186-187.
- Taylor CR, Heglund NC, Maloiy GMO, 1982. Energetics and mechanics of terrestrial locomotion. *J Exp Biol* 97:1-21.
- Yamazaki N, 1985. Primate bipedal walking: Computer simulation. In: Kondo S, editor. *Primate*

morphophysiology, locomotor analyses and human bipedalism. Tokyo: University of Tokyo Press. p 105-130.

TABLE 1. Respiratory quotients (RQ) measured during bipedal walking ¹

	RQ relative to each decrease of 10 ⁻² O ₂ vol. %			Session averaged
	start of session		end of session ²	RQ
Subject 1				
2.5km/h	0.73	0.79	0.63	0.71
2.5km/h	0.68	0.71	0.60	0.71
3.5km/h	0.98	0.66	0.82	0.82
3.5km/h	0.70	0.74	0.80	0.75
3.5km/h	0.61	0.70		0.66
3.5km/h	0.61	0.52		0.57
average	0.72	0.70	0.69	0.70 ³
Subject 2				
2.5km/h	0.63	0.57	0.66	0.62
2.5km/h	0.53	0.76	0.51	0.60
2.5km/h	0.73	0.79	0.63	0.72
3.5km/h	0.58	0.57	0.54	0.56
3.5km/h	0.59	0.69	0.61	0.63
3.5km/h	0.70	0.74	0.80	0.75
average	0.63	0.69	0.63	0.65 ³

¹ RQs were calculated as an increase of CO₂ concentration while O₂ concentration decreases by 10⁻² vol. %.

² Duration of session: approximately, 4 to 5min in Subject 1, and 4 to 6min in Subject 2.

³ Mean of session averaged RQs.

TABLE 2. CO₂ concentration increase rates (ppm/sec/kg x10⁻²) in bipedal and quadrupedal walking by Subject 1.

Walking velocity	1.5km/h	2 km/h	2.5 km/h	3 km/h	3.5 km/h	4 km/h	4.5 km/h
bipedalism							
mean	5.37	6.48	6.55	7.60	9.06	9.62	11.59
s.d.	0.09	0.54	0.56	0.70	0.13	0.71	0.59
n	5	6	5	9	5	6	3
range	5.26-5.46	5.72-6.94	5.99-7.37	6.91-8.82	8.91-9.16	8.85-10.72	10.91-11.97
mean duration of session (sec)	120	103	126	113	154	111	116
quadruped							
mean	4.05	4.87	5.10	5.67	6.93	6.98	9.05
s.d.	0.54	0.62	0.36	0.55	0.76	0.73	0.56
n	5	6	4	10	5	10	3
range	3.59-4.93	3.91-5.69	4.60-5.45	4.97-6.92	5.76-7.85	5.88-7.72	8.41-9.46
mean duration of session (sec)	120	127	120	110	148	100	127
B/Q ratio ¹	1.33	1.33	1.29	1.34	1.31	1.38	1.28

¹ Bipedal/ quadrupedal ratio.

TABLE 3. CO₂ concentration increase rates (ppm/sec/kg x10⁻²) in bipedal and quadrupedal walking by Subject 2

Walking velocity	1km/h	1.5km/h	2 km/h	2.5 km/h	3 km/h	3.5 km/h	4 km/h	4.5 km/h
bipedalism								
mean	7.15	6.08	8.65	7.94	9.66	10.61	11.56	12.04
s.d.	0.89	0.22	0.77	0.42	0.72	0.80	0.59	1.31
n	4	4	4	6	9	6	5	2
range	5.84-7.78	5.84-6.37	7.90-9.72	7.31-8.37	8.51-10.59	9.66-11.95	10.89-12.36	11.11-12.96
mean duration of session (sec)	98	123	100	148	123	132	102	120
quadruped								
mean		5.98	6.28	6.45	7.75	8.50	9.61	10.01
s.d.		0.11	0.50	0.72	0.53	1.08	0.25	1.24
n		3	5	4	6	4	3	2
range		5.85-6.08	5.73-6.87	6.07-7.59	6.77-8.22	7.80-10.10	9.43-9.78	9.19-10.88
mean duration of session (sec)		120	102	140	100	147	110	140
B/Q ratio ¹		1.02	1.38	1.23	1.25	1.25	1.20	1.20

¹ Bipedal/ quadrupedal ratio.

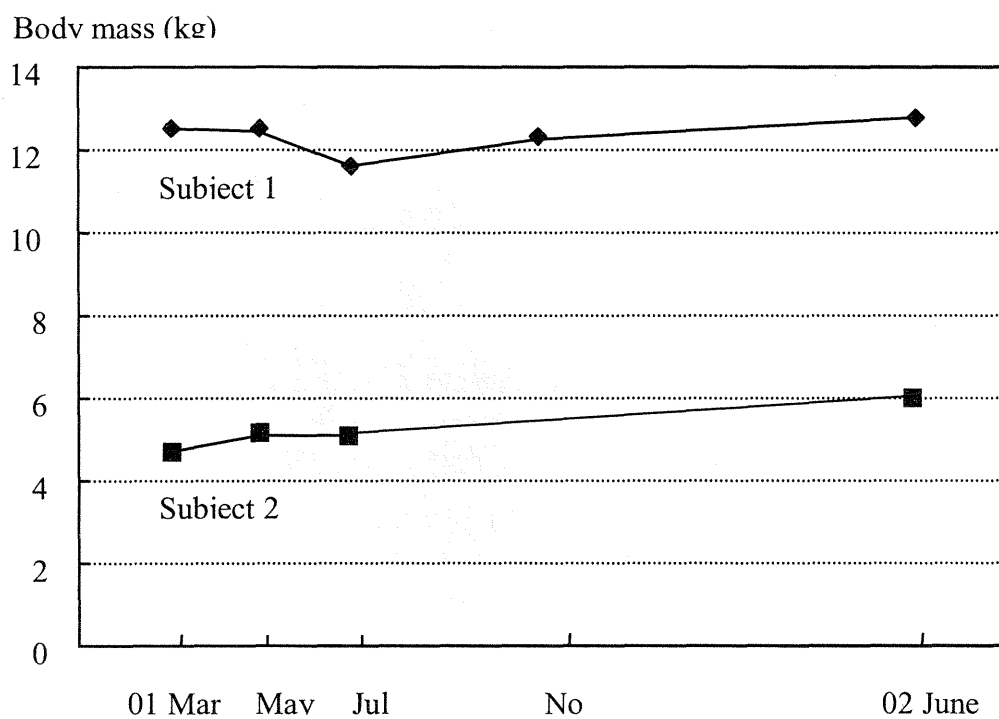


Fig. 1 Body weight of the subjects during the experimental period. No experiment was done on Subject 2 in November 2001

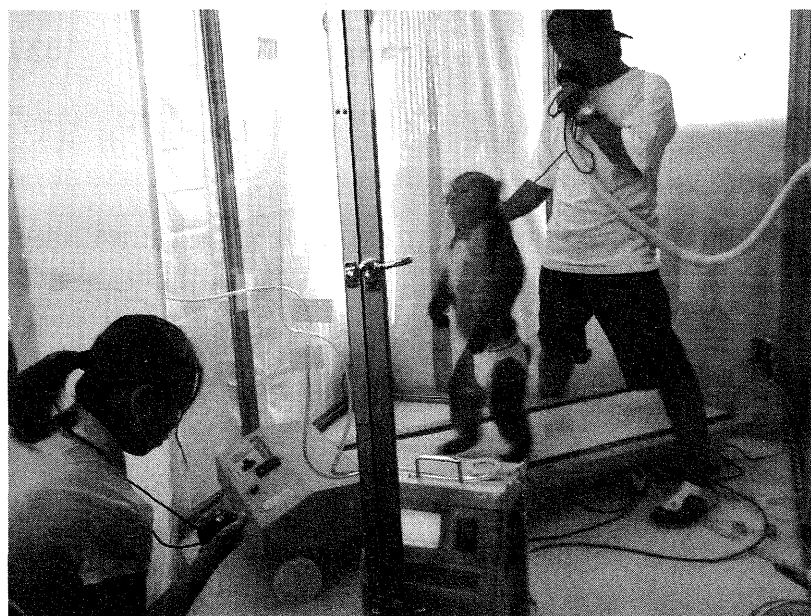
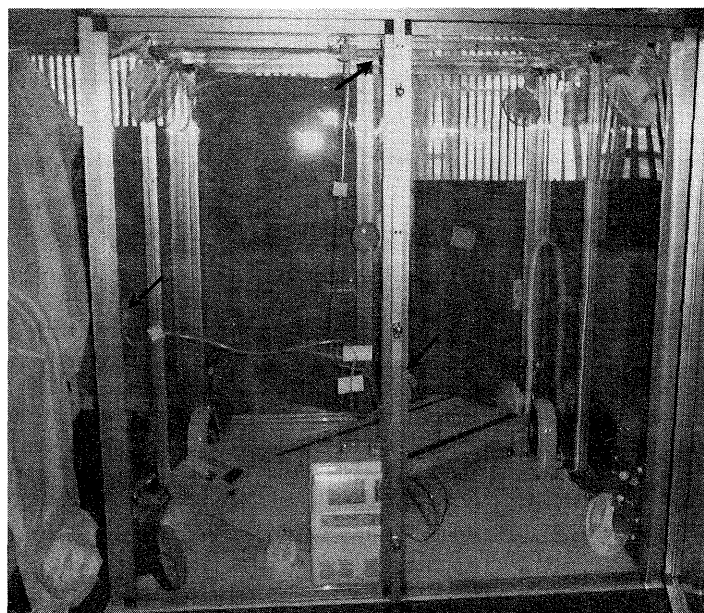


Fig. 2 Experimental chamber (left panel) and scene of experiment with Subject 1 (right panel). Air was sampled at three positions on the wall and ceiling (arrows) avoiding collecting expired breath directly.

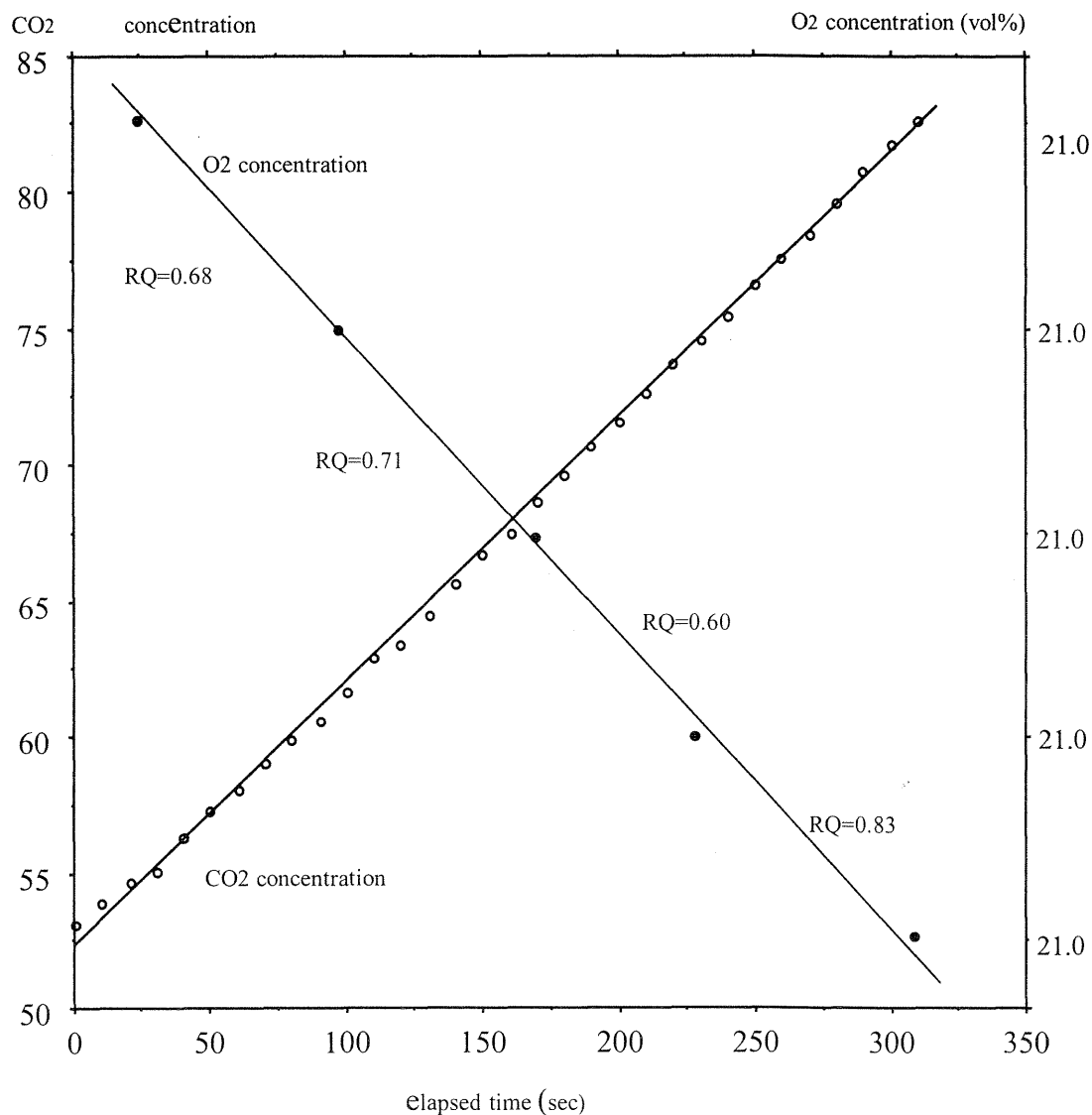


Fig. 3 Change of CO2 concentration (open circle; ppm) and O2 concentration (solid circle; vol%) against elapsed time (sec) during an experimental session on Subject 1 (bipedal walk at 2.5km/h). CO2 and O2 concentrations (y) are linearly correlated with elapsed time (x): $y = 0.97x + 523.2$ ($r^2=0.999$) for CO2 and $y = -1.4 \times 10^{-4}x + 21.07$ ($r^2=0.998$) for O2. Along the regression line of O2 concentration, RQ values between adjacent two plots are indicated.

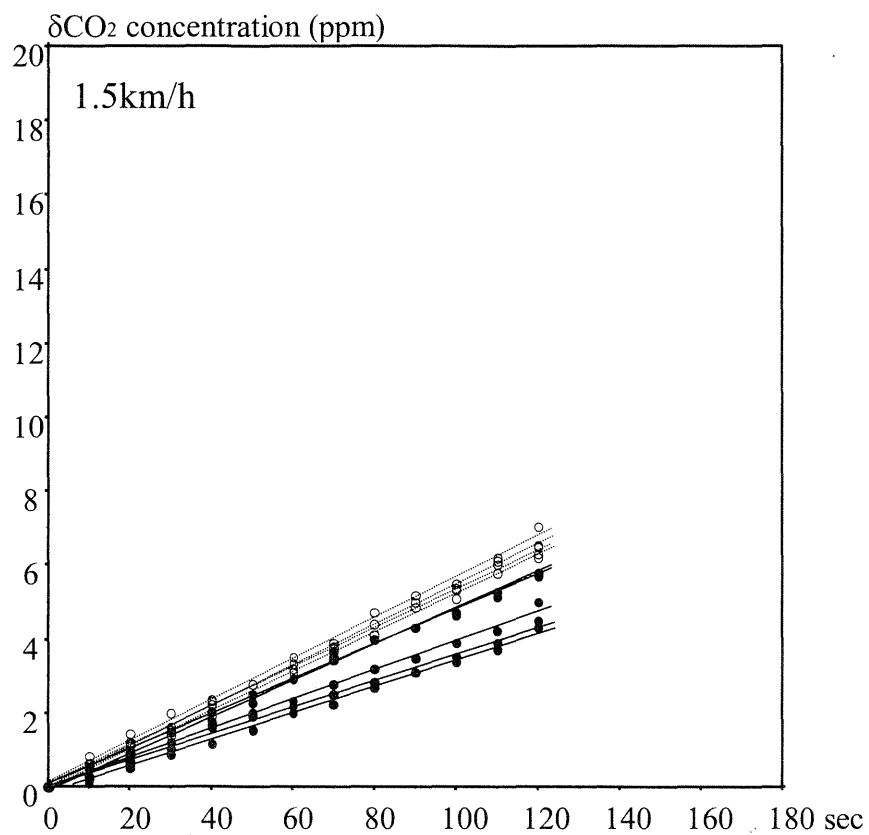


Fig. 4 (a) Increase of CO_2 concentration (ppm) against elapsed time in Subject 1. CO_2 concentration was measured in each 10 sec from the onset of session and least squares regression was calculated. Open circle and broken line represent bipedal walk and solid circle and solid line represent quadrupedal walk.

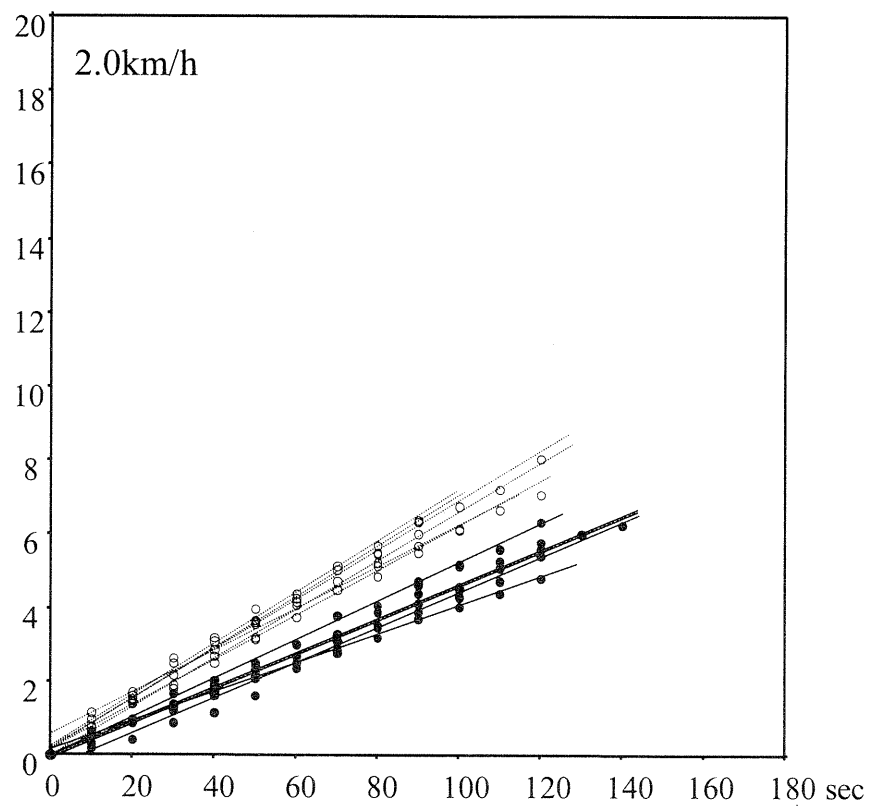


Fig. 4 (a) Cont. Increase of CO₂ concentration (ppm) against elapsed time in Subject 1. CO₂ concentration was measured in each 10 sec from the onset of session and least squares regression was calculated. Open circle and broken line represent bipedal walk and solid circle and solid line represent quadrupedal walk

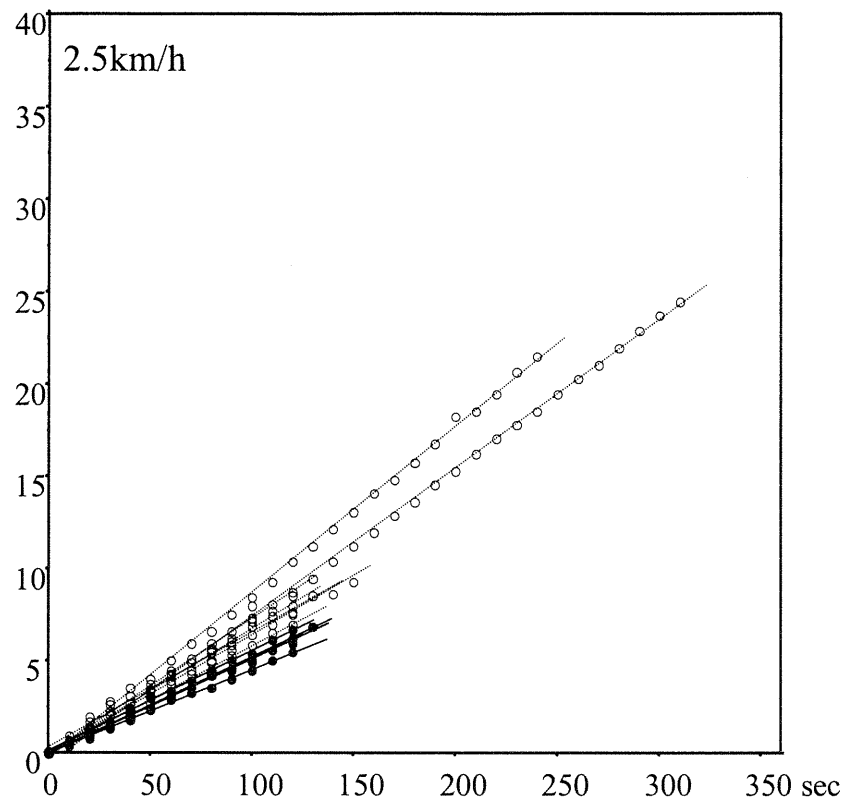


Fig. 4 (a) Cont. Increase of CO₂ concentration (ppm) against elapsed time in Subject 1. CO₂ concentration was measured in each 10 sec from the onset of session and least squares regression was calculated. Open circle and broken line represent bipedal walk and solid circle and solid line represent quadrupedal walk

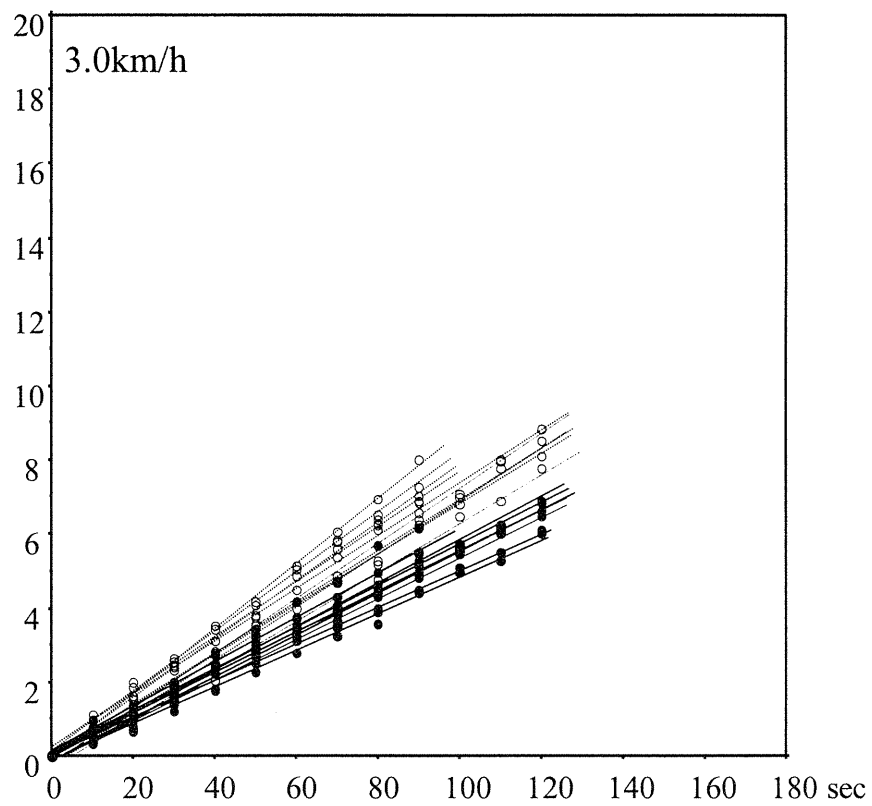


Fig. 4 (a) Cont. Increase of CO₂ concentration (ppm) against elapsed time in Subject 1. CO₂ concentration was measured in each 10 sec from the onset of session and least squares regression was calculated. Open circle and broken line represent bipedal walk and solid circle and solid line represent quadrupedal walk

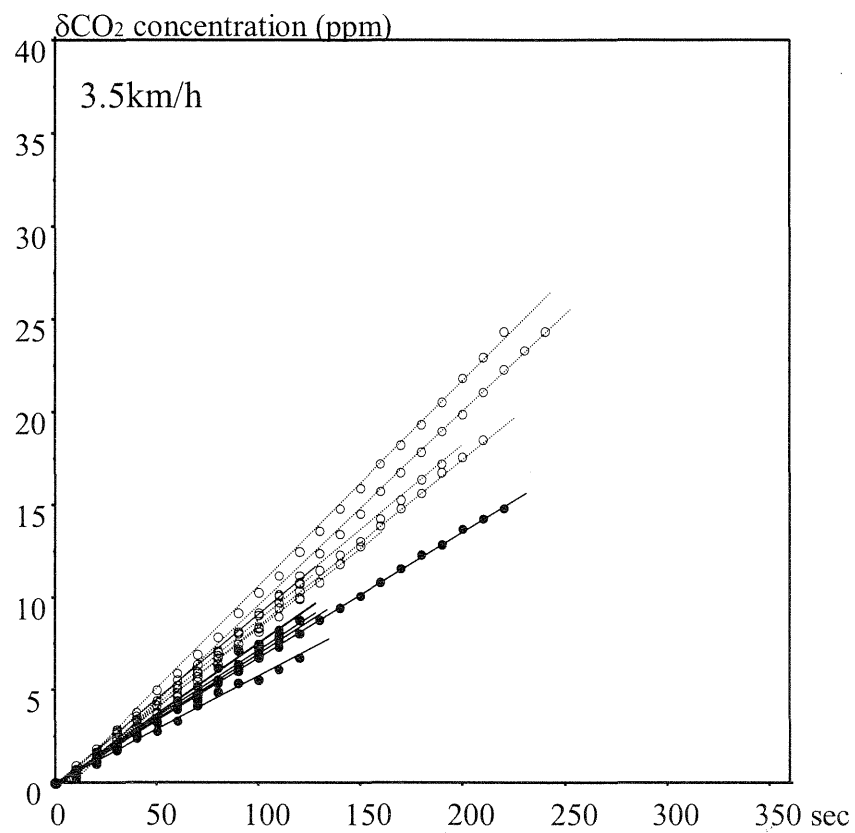


Fig. 4 (a) Cont. Increase of CO₂ concentration (ppm) against elapsed time in Subject 1. CO₂ concentration was measured in each 10 sec from the onset of session and least squares regression was calculated. Open circle and broken line represent bipedal walk and solid circle and solid line represent quadrupedal walk

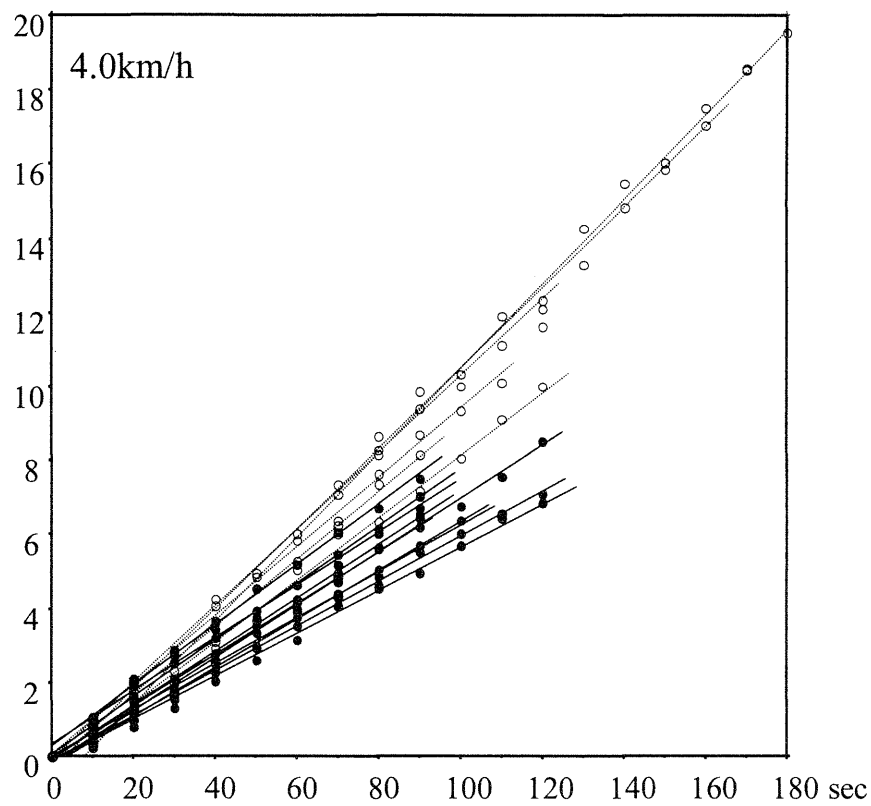


Fig. 4 (a) Cont. Increase of CO₂ concentration (ppm) against elapsed time in Subject 1. CO₂ concentration was measured in each 10 sec from the onset of session and least squares regression was calculated. Open circle and broken line represent bipedal walk and solid circle and solid line represent quadrupedal walk

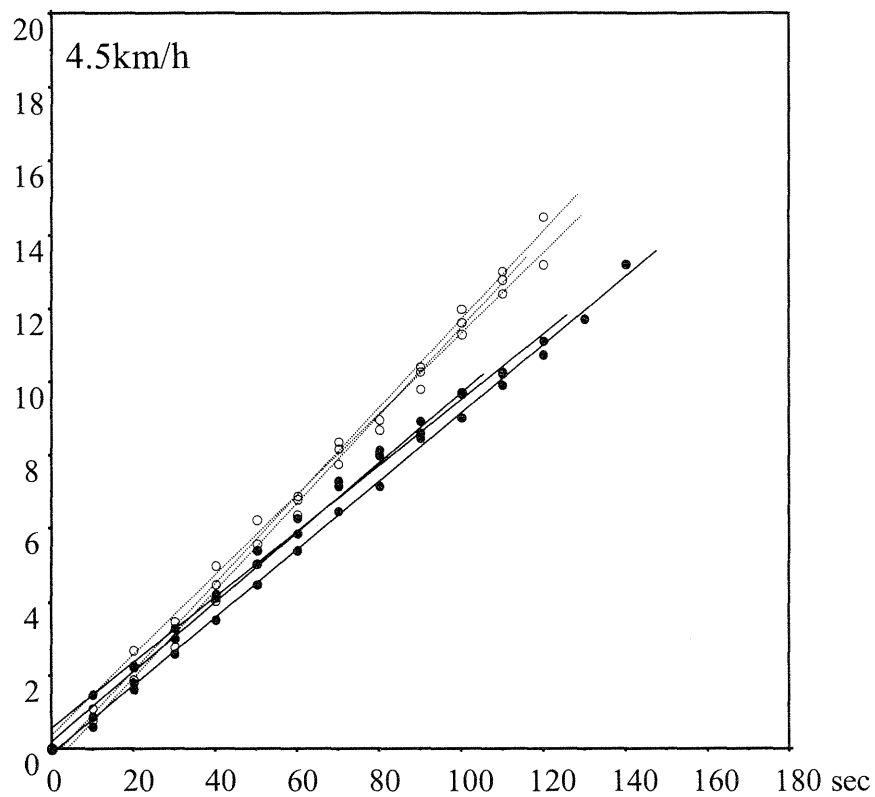


Fig. 4 (a) Cont. Increase of CO₂ concentration (ppm) against elapsed time in Subject 1. CO₂ concentration was measured in each 10 sec from the onset of session and least squares regression was calculated. Open circle and broken line represent bipedal walk and solid circle and solid line represent quadrupedal walk

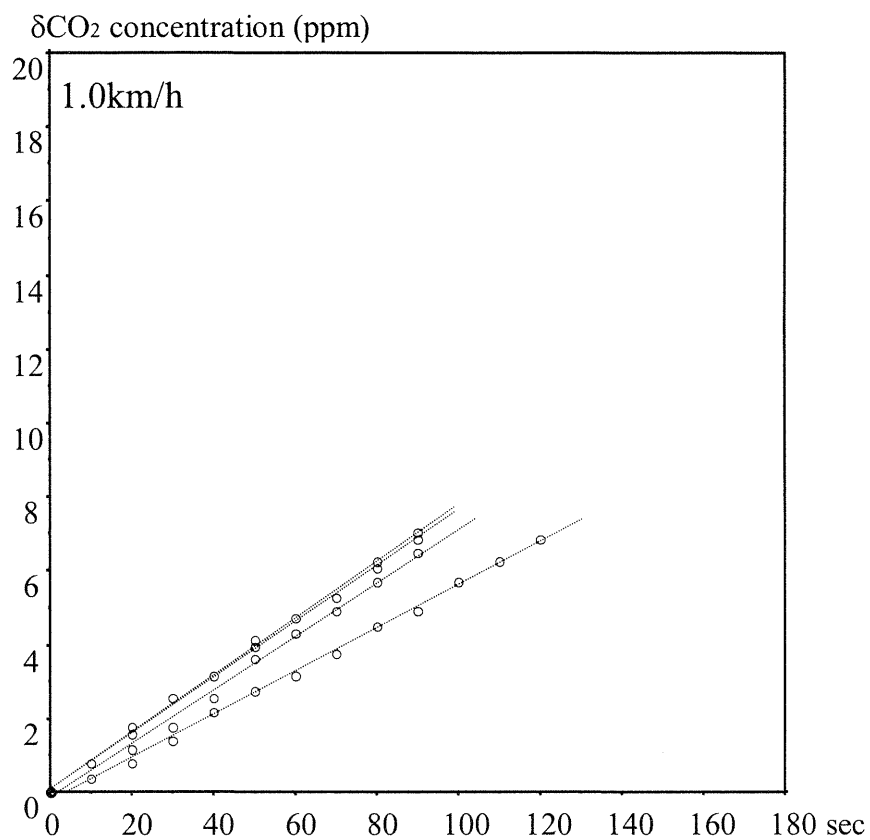


Fig. 4 (b) Increase of CO_2 concentration (ppm) against elapsed time in Subject 2. CO_2 concentration was measured in each 10 sec from the onset of session and least squares regression was calculated. Open circle and broken line represent bipedal walk and solid circle and solid line represent quadrupedal walk

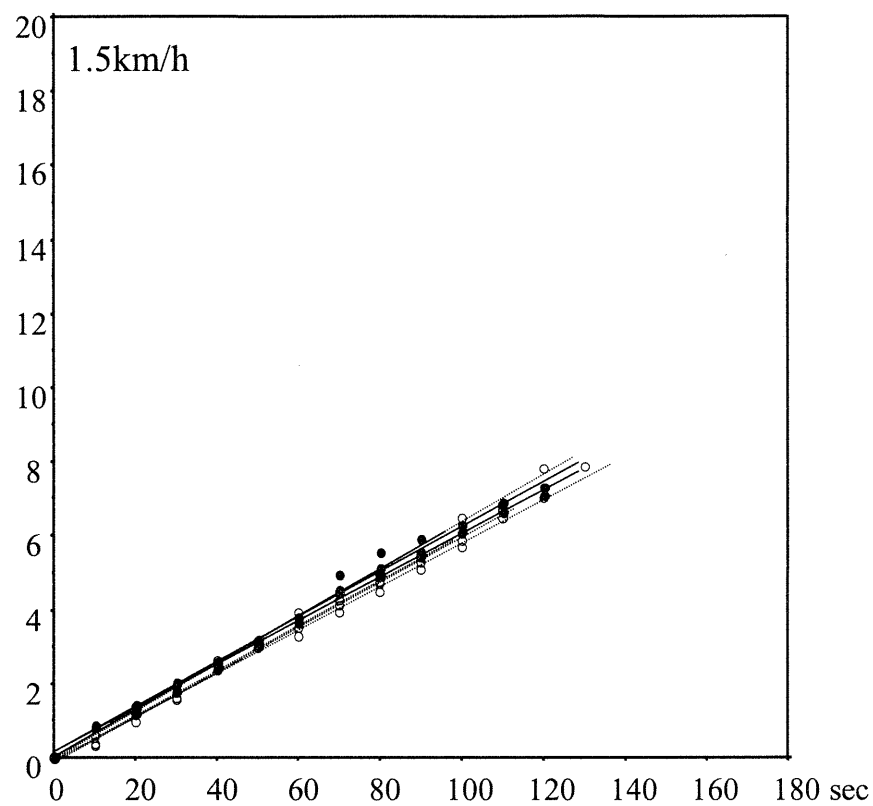


Fig. 4 (b) Cont. Increase of CO₂ concentration (ppm) against elapsed time in Subject 2. CO₂ concentration was measured in each 10 sec from the onset of session and least squares regression was calculated. Open circle and broken line represent bipedal walk and solid circle and solid line represent quadrupedal walk

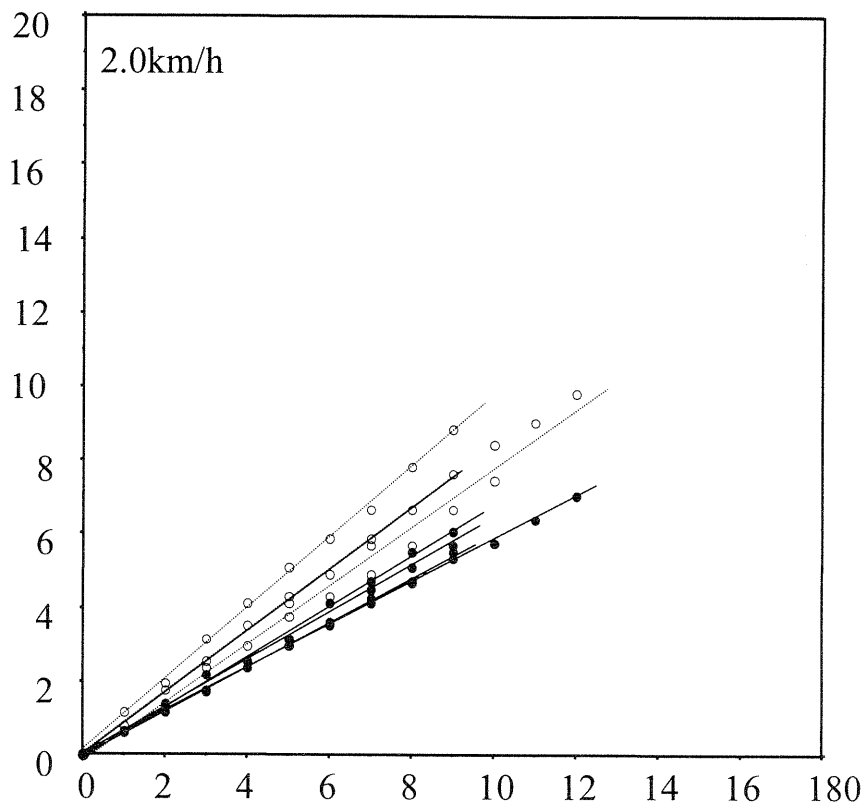


Fig. 4 (b) Cont. Increase of CO₂ concentration (ppm) against elapsed time in Subject 2. CO₂ concentration was measured in each 10 sec from the onset of session and least squares regression was calculated. Open circle and broken line represent bipedal walk and solid circle and solid line represent quadrupedal walk

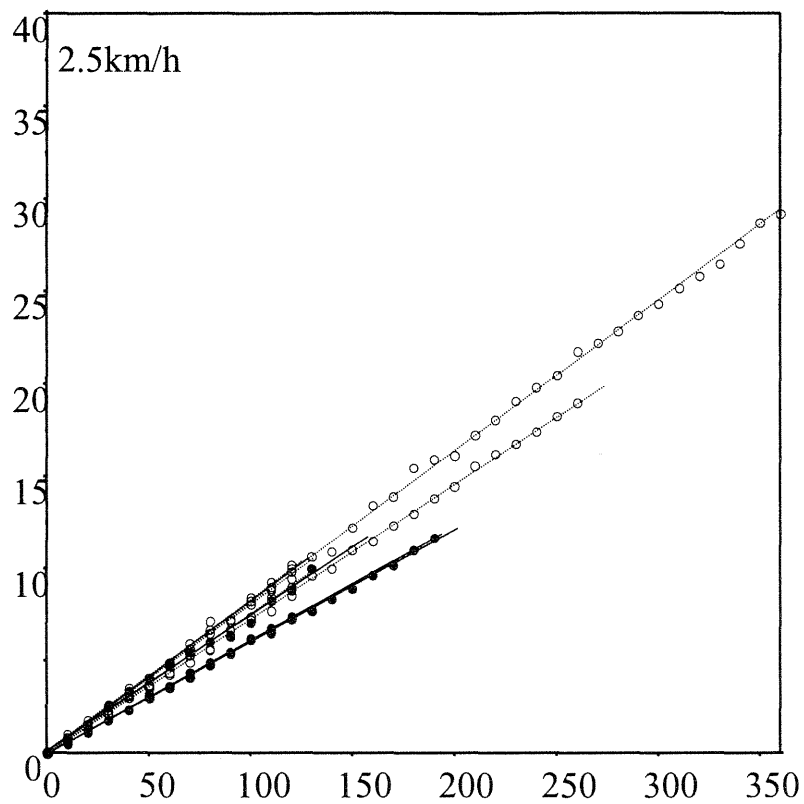


Fig. 4 (b) Cont. Increase of CO₂ concentration (ppm) against elapsed time in Subject 2. CO₂ concentration was measured in each 10 sec from the onset of session and least squares regression was calculated. Open circle and broken line represent bipedal walk and solid circle and solid line represent quadrupedal walk.

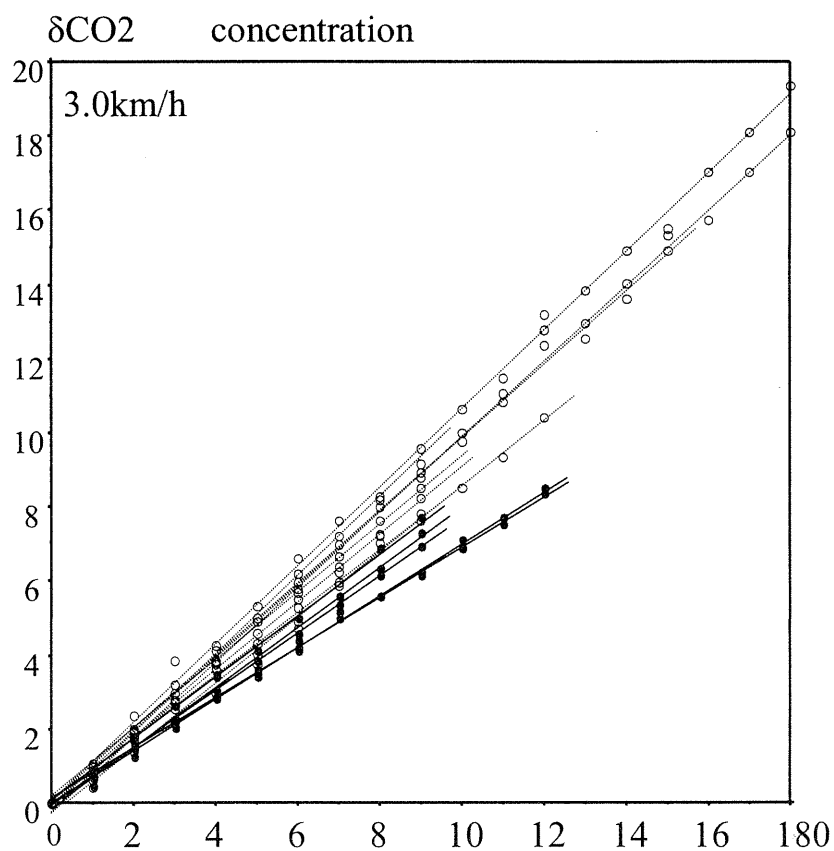


Fig. 4 (b) Cont. Increase of CO₂ concentration (ppm) against elapsed time in Subject 2. CO₂ concentration was measured in each 10 sec from the onset of session and least squares regression was calculated. Open circle and broken line represent bipedal walk and solid circle and solid line represent quadrupedal walk.

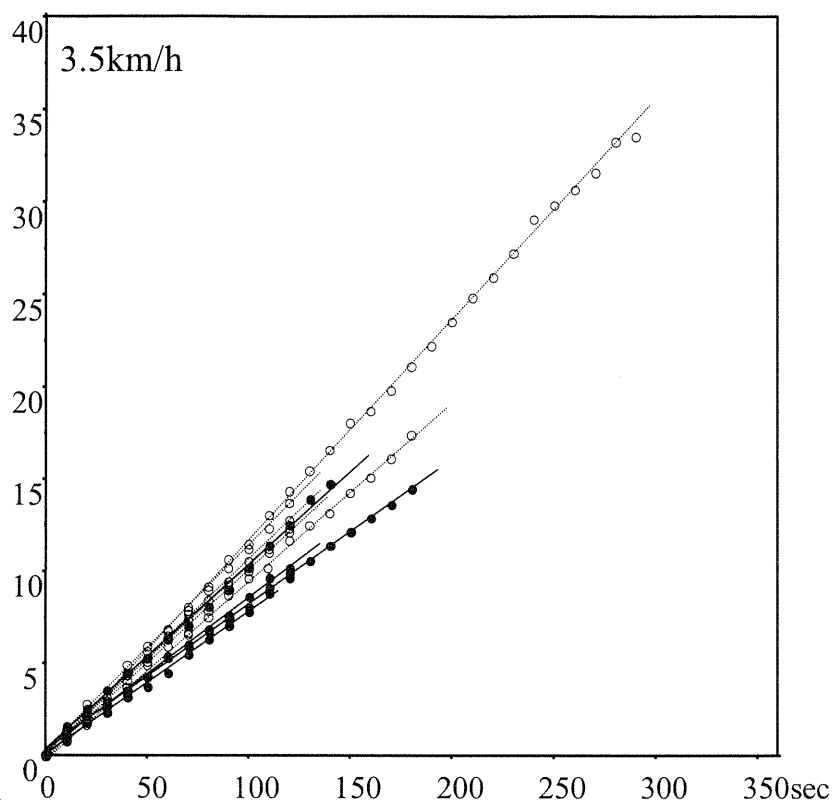


Fig. 4 (b) Cont. Increase of CO₂ concentration (ppm) against elapsed time in Subject 2. CO₂ concentration was measured in each 10 sec from the onset of session and least squares regression was calculated. Open circle and broken line represent bipedal walk and solid circle and solid line represent quadrupedal walk.

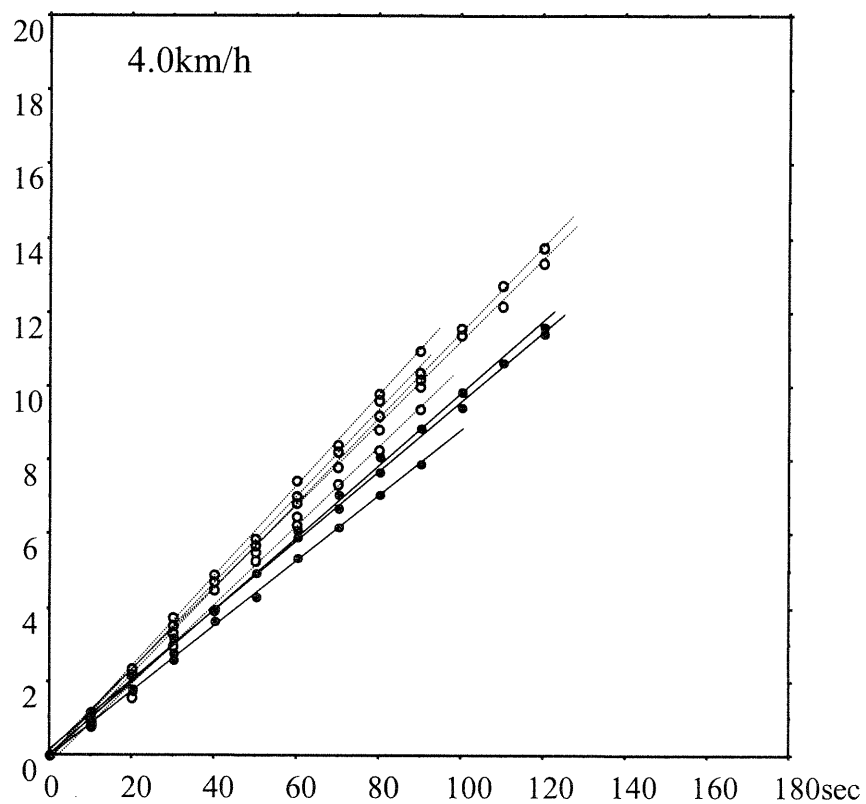


Fig. 4 (b) Cont. Increase of CO₂ concentration (ppm) against elapsed time in Subject 2. CO₂ concentration was measured in each 10 sec from the onset of session and least squares regression was calculated. Open circle and broken line represent bipedal walk and solid circle and solid line represent quadrupedal walk.

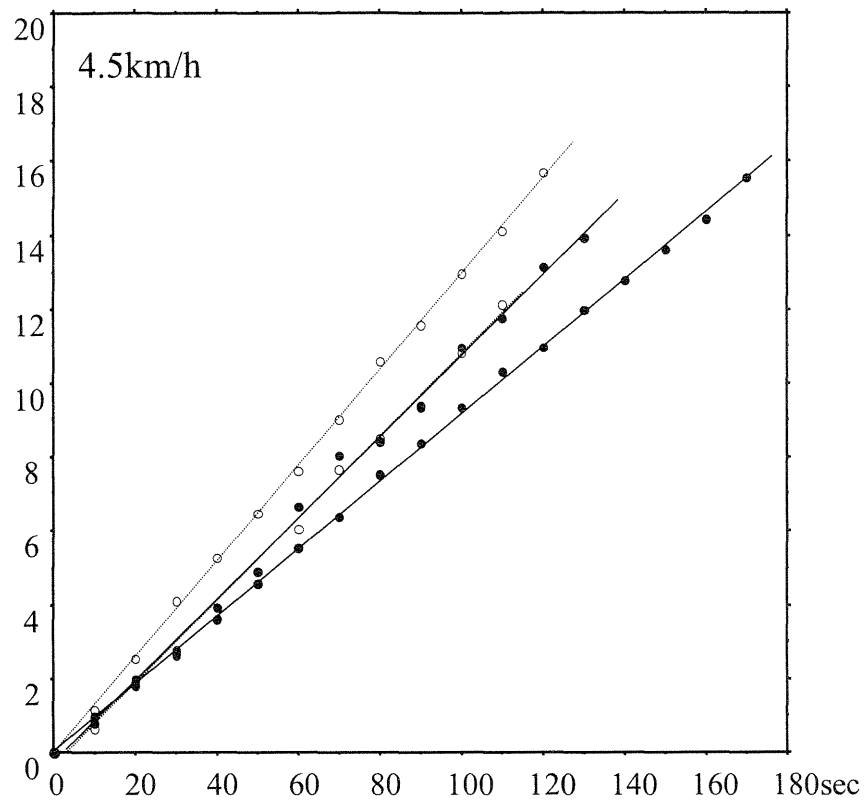


Fig. 4 (b) Cont. Increase of CO₂ concentration (ppm) against elapsed time in Subject 2. CO₂ concentration was measured in each 10 sec from the onset of session and least squares regression was calculated. Open circle and broken line represent bipedal walk and solid circle and solid line represent quadrupedal walk

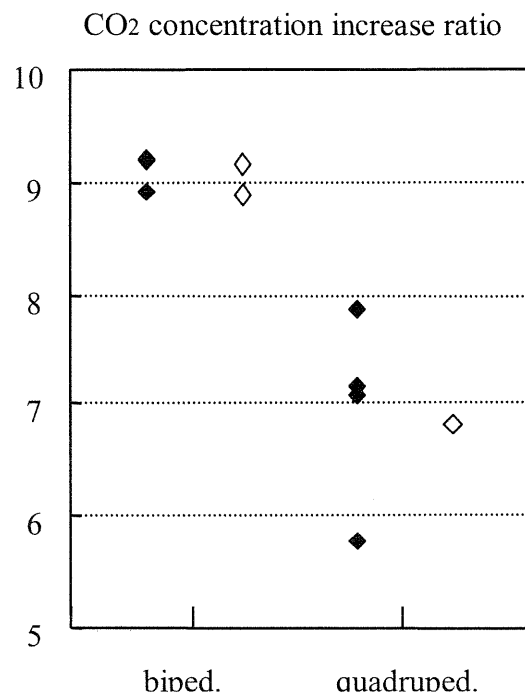


Fig. 5 Mass-specific CO₂ production during 3.5km/h bipedal and quadrupedal walk in Subject 1 (\square CO₂ppm/sec/kg $\times 10^{-2}$). Solid diamond: July 2001, Open diamond: June 2002. Although Subject 1 lost weight in July 2001, no effect is observed

δCO_2 ppm/sec/kg $\times 10^{-2}$

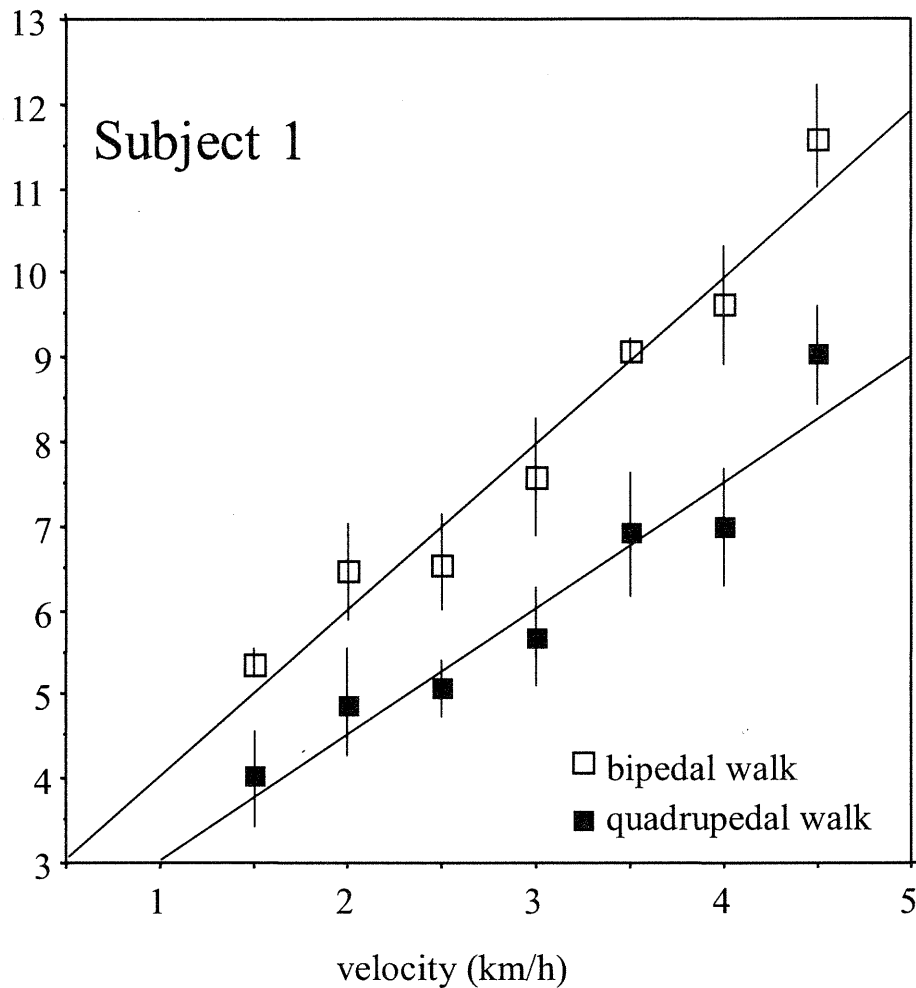


Fig. 6 (a) Standardized CO_2 concentration increase rates (ppm/sec/kg $\times 10^{-2}$) in bipedal and quadrupedal walking with different velocities (km/h) in Subject 1 (a) and Subject 2 (b). Mean and ± 1 standard deviation. Diagonal lines are LSR trajectories: $y = 1.961x + 2.156$ ($r^2 = 0.957$) in bipedal walking and $y = 1.504x + 1.582$ ($r^2 = 0.927$) in quadrupedal walking in Subject 1; $y = 1.65x + 4.68$ ($r^2 = 0.901$) for bipedal walking and $y = 1.486x + 3.34$, ($r^2 = 0.960$) for quadrupedal walking in Subject 2

$\delta\text{CO}_2 \text{ ppm/sec/kg} \times 10^{-2}$

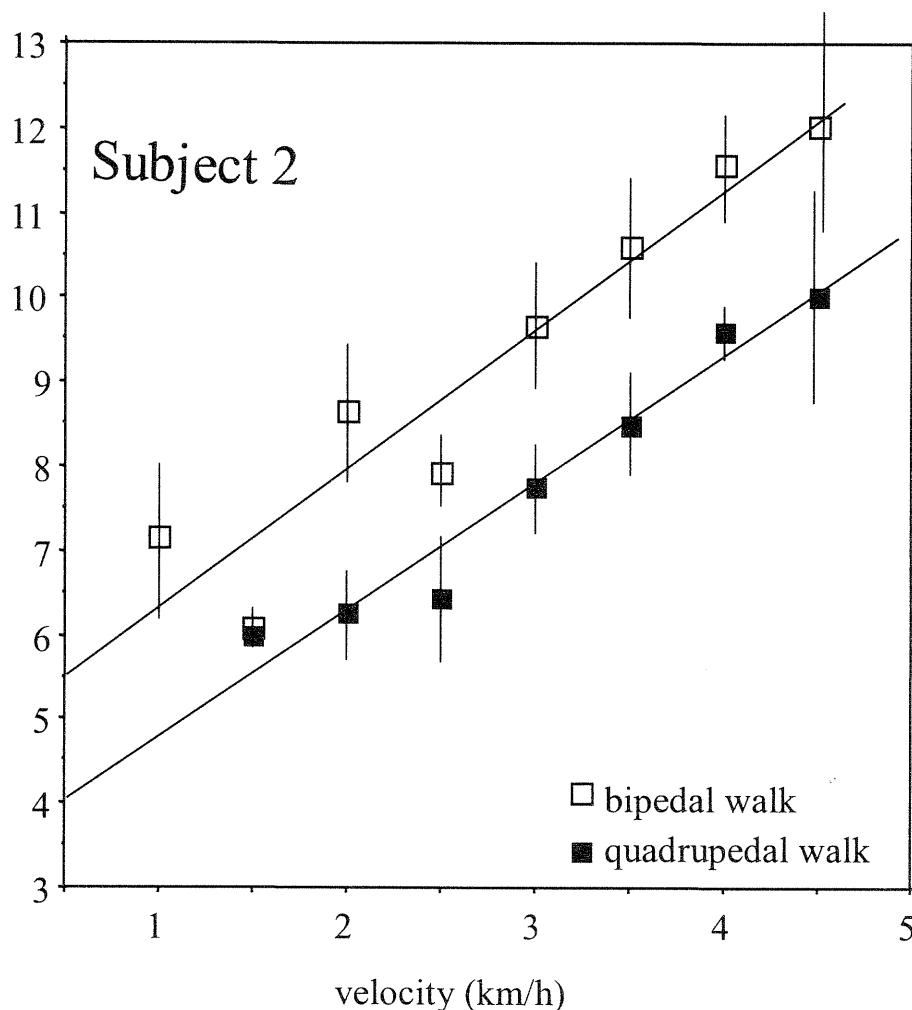


Fig. 6 (b) Standardized CO_2 concentration increase rates ($\text{ppm/sec/kg} \times 10^{-2}$) in bipedal and quadrupedal walking with different velocities (km/h) in Subject 1 (a) and Subject 2 (b). Mean and ± 1 standard deviation. Diagonal lines are LSR trajectories: $y = 1.961x + 2.156$ ($r^2 = 0.957$) in bipedal walking and $y = 1.504x + 1.582$ ($r^2 = 0.927$) in quadrupedal walking in Subject 1; $y = 1.65x + 4.68$ ($r^2 = 0.901$) for bipedal walking and $y = 1.486x + 3.34$, ($r^2 = 0.960$) for quadrupedal walking in Subject 2.

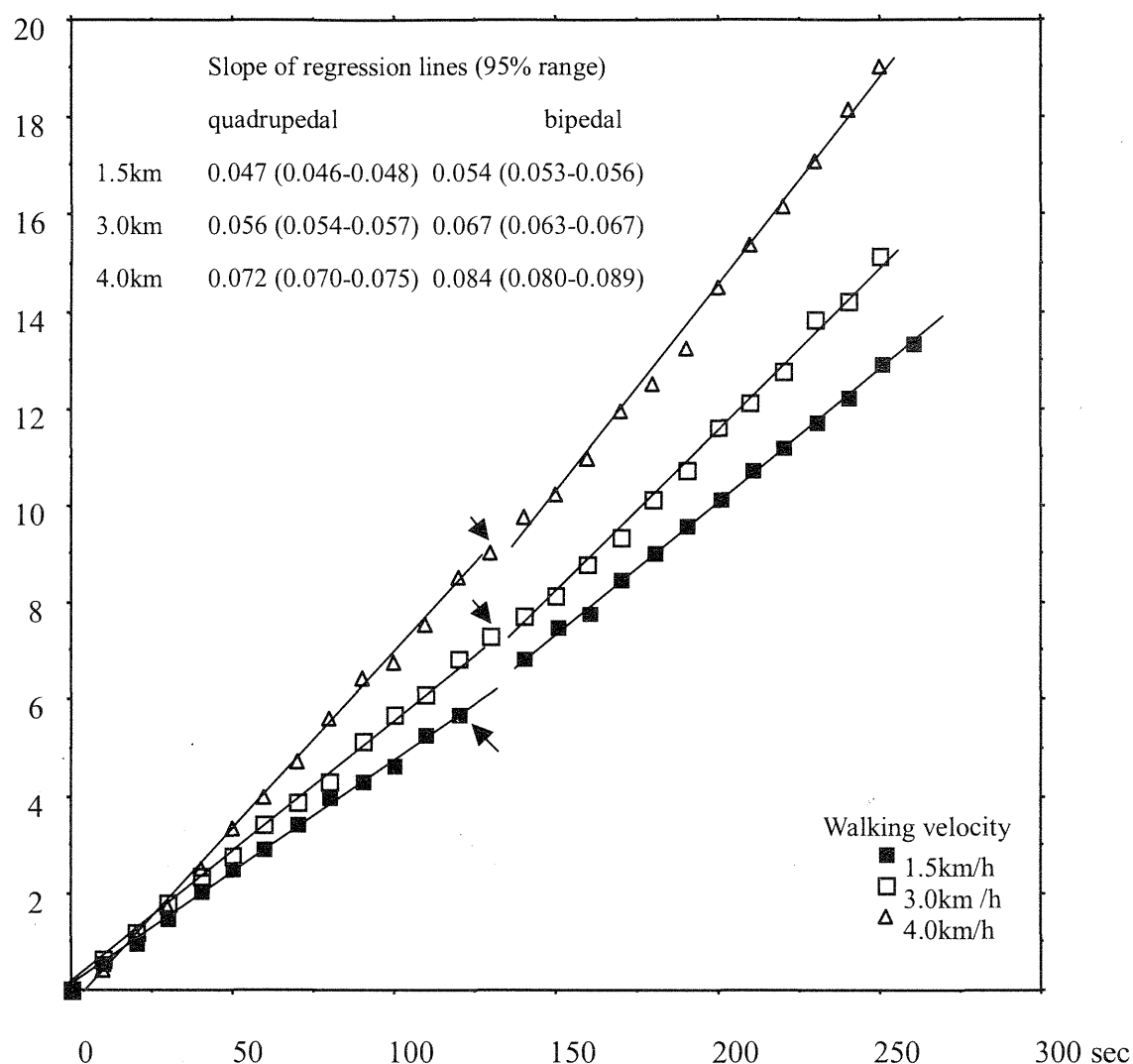


Fig. 7 CO₂ concentration (ppm) increase in quadrupedal and bipedal walking by Subject 1 (walking velocity: 1.5, 3.0, 4.0 km/h). Locomotor mode was switched from quadrupedalism to bipedalism at the middle of the session (indicated by an arrow). After switching to bipedalism, the CO₂ production significantly increases in all trials (shown in slope of LSR line). The LSR slopes and 95% confident limits are shown in the figure.

ニホンザル二足歩行の訓練効果 —運動学的分析—

平崎鋭矢、萩原直道、中務真人

1. はじめに

最近の研究によって、二足立位と二足歩行の訓練を受けたニホンザルは、その骨格系に変化を生じることがわかってきた。例えば、大腿骨はより頑丈になり、脊椎には腰部の前湾が生じる (Preuschoft et al., 1988; Nakatsukasa, 1991; Nakatsukasa and Hayama, 1991; Hayama et al., 1992)。しかし、それらの変化が彼らの歩行にどのような影響を及ぼすかについては、ほとんど知られていない。かつて Ishida (1991) は、訓練を受けたニホンザルはそうでないサルに比べ体幹がより直立位に近いこと、歩行の機械的エネルギー消費が少ないことを報告した。しかし、彼の報告には運動学的データの詳細は含まれておらず、身体のどのような動きが効率的な歩行に繋がるのかは不明である。歩行効率は我々ヒトの直立二足歩行の進化を考える上で重要な問題であり、歩行効率の上昇がどのような機序によるものかを解明することは、たとえそれがニホンザルというヒトとは系統的に遠い種に関する知見であっても、あるいは系統的に遠い種であるからこそ、ヒトの初期二足歩行に関する重要な手がかりをもたらすと考えられる。本研究では、日本古来の伝統的な猿まわしの手法で二足立位と歩行の訓練を受けたニホンザルについて、その二足歩行の運動学的分析を行い、訓練をうけていないニホンザルのそれと比較した。

2. 材料と方法

被験体として用いたのは、二足立位と歩行の訓練を受けたニホンザル (*Macaca fuscata*) 3頭、および通常のロコモーション実験には使われてきたが二足姿勢に特化した訓練を受けていないニホンザル2頭であった。訓練群のサルは全てオスであり、周防猿まわしの会 (山口県光市) によって1歳半頃から実験時に至るまで訓練を受け続けていた。実験時の年齢と体重は表1に示す通りである。対照群のサルは、大阪大学大学院人間科学研究科において飼育されていたものであり、それらの年齢と体重も表1に示す。

これらの被験体の二足歩行を、デジタルビデオカメラ2台 (Sony, DCR-TRV900) を用いて毎秒60コマの速度で撮影した。訓練群の歩行は動力駆動式トレッドミル (SDTM-2KHM、スナガイパルス製を改造) 上で行われ (図1)、歩行速度は2.0から5.0 km/h (0.56-1.39 m/s) の範囲で7段階 (0.5 km/h ごと) に変化した。対照群の歩行は平らな床上で被験体の好む歩行速度で行われたが、速度の範囲は2.5から5.1 km/hであり、訓練群のものとほぼ同じで

あった。トレッドミル上の歩行と床上歩行の違いについては、ヒト被験者においては差が認められないという報告がある (Murray et al, 1985)。本研究においても、訓練群を用いた比較実験の結果、トレッドミル上の歩行と床上歩行の間に有意な差は認められなかった。なお、大阪大学において行われた実験は、同大学院人間科学研究科動物実験委員会の承認を得て行われたものである。

解析は、撮影したビデオ映像から3次元運動解析システム (Frame-Dias II, DKH) を用いて行った。被験体の身体上の関節点 (肩峰、大腿骨大転子、腓骨頭、腓骨外果、第五中足骨頭)、および外眼瞼と耳珠にはあらかじめ白色の標点 (直径約5 mm) が装着してあり (図1)、それらの位置を上記解析システムを用いて計測した。各標点の3次元座標の計算はDLT法で行った。求められた身体各部の3次元座標から、歩幅 (ここではストライド長)、歩調 (1分間あたりの歩数)、後肢の各関節角度、体幹の角度、頭部の角度と上下動などを計算した。

訓練群の歩行速度はトレッドミルで制御したが、実際の歩行速度は立脚相における第五中足骨頭点の前後方向移動速度から見積もった。また、対照群のデータは上記の歩行速度範囲において連続的に分布するが、訓練群との比較を容易にするため、訓練群の歩行速度を中心とする0.5km/h幅の区切りにまとめた。

3. 結果

3-1 歩幅と歩調

訓練群は対照群に比べ、長い歩幅で歩く傾向にあった (図2 A)。特に被験体T1とT2の歩幅 (ストライド長) が対照群のものよりも長いのは明らかであった。一方、歩調 (1分間あたりの歩数) は訓練群において対照群よりも小さい値となった (図2 B)。同じ歩行速度でも、訓練群は対照群よりも大きな歩幅、少ない歩数で歩いていたと言える。ただし、訓練群においてもT3は歩幅、歩調とも対照群に近い値を示し、被験体O1との間には有意な差はなかった。T3は実験時において訓練開始から1年半しか経ていなかったため、まだ訓練の途上にあったのかもしれない。あるいは3歳という年齢から、成長の影響もあった可能性は否定しきれない。しかし、T3は対照群のO2より常に長い歩幅、少ない歩数で歩いていた。訓練群の特徴として長い歩幅、少ない歩数をあげるのは妥当と言えるだろう。

3-2 後肢関節角度

歩幅を大きくするためには、通常、関節 (特に近位の関節) を大きく動かす必要がある。

ところが、訓練群の長い歩幅をもたらしたのは、関節を大きく動かすことではなかった。関節の運動域を計測してみたところ、訓練群はすべての歩行速度において対照群よりも有意に小さな値を示した（図3）。一方、関節の平均角度位置を比較すると、訓練群の後肢関節は対象群よりも伸展位にあることがわかった（図4）。すなわち、訓練群は関節を伸展させることによって、小さな関節の動きでも大きな歩幅を得ることができたと言える。一方、対照群のような屈曲位での関節運動は、たとえ動きが大きくても歩幅にはそれほど貢献しないということが確認された。

訓練群の各関節が伸展位にあったことは、後肢関節の角度変化パターンを示した図5でも明らかである。図5からは、さらに膝関節における2群間の違いが見てとれる。訓練群の膝関節は立脚相中期においてはほとんど角度変化を示さなかったのに対し、対照群の膝関節は立脚相を通じて屈曲しつづけていた。立脚相中期は、片足のみが接地している単脚支持期であり、この時期に膝関節の角度がほぼ一定していたということは、訓練群は片脚だけでも体重を支えることができたということを示す。一方、対照群の膝関節は、体重を片脚で支えきれないことから、屈曲を続けたのであろう。もうひとつの、小さいが重要な2群間の違いは、訓練群の2頭（T1とT2）の膝関節が立脚相の中期から後半にかけて時折小さな伸展を示したことである。これはヒトでは「二重膝作用」として知られており、ヒト歩行の特徴のひとつとされているものである。訓練群は、その特徴を不完全ながらも示したことになる。これらの結果は、訓練群の膝関節伸展筋がよく発達しており、それによって、わずかではあるがヒトに近い膝の動きが可能になっていたことを示す。

3-3 身体の上下動

後肢の関節、特に膝関節がより伸展位にあること、および立脚相中期に屈曲しないことによって、訓練群は「倒立振子の原理」を利用した歩行を行っているようであった。図6に示すスティックフィギュアから、訓練群の股関節点が立脚相に上に凸の軌跡を描いていることがわかる（図6左列）。一方、対照群の股関節点は、立脚相において凹型の軌跡を描いていた（図6右列）。ヒトにおいては、歩行時に十分に伸展した下肢を一本の棒のように用い、振子をさかさまにした倒立振子の原理によって運動エネルギーと位置エネルギーを効率的に交換しながら歩くことがわかっている。その際、股関節点は上に凸の軌跡を描き、頭部を含む上半身の各部は立脚相中期にその位置が最も高くなる。訓練群の頭部はヒト同様に立脚相において位置が高くなっており（位相はヒトのものから70-90度遅れてはいたが）、ヒトとは逆相（180度のずれ）で立脚中期に頭部が低くなる対照群に比べるとはるかにヒトに近かった（図7）。

今回の結果から、訓練群においても、倒立歩行の原理を利用したヒトに近いメカニズム

が、少なくともある程度は働いていることが明らかった。対照群では、上述の通り、立脚相中期の片脚支持期に膝関節が上半身の体重を支えきれずに屈曲してしまうため、このメカニズムが利用できず歩行の効率も減じてしまうと考えられる。

3-4 体幹部の動き

体幹部の傾きについては、既に石田（1991）の報告があり、訓練群は対照群よりも体幹位を直立に近い角度で保つことがわかっている。今回の計測においても、ほぼ同様の結果が観察された（図8A）。ただし、訓練群の一頭、T2の値が他の訓練群2頭とは大きく異なったため、2群間の差は統計的に有意なものとはならなかった。これは実験条件によるものかもしれない。T2の計測は他の被験体の計測の多くとは異なり、被験体が猿まわしの舞台を終えた夕方に行った。一日に渡るパフォーマンスショーによる疲労が結果に影響を与えた可能性は否定できない。T2を除く2頭と対照群の間には有意な差が見られた。

体幹部の水平ラインに対する角度変化の変動幅は明らかに訓練群において小さかった（図8B）。すなわち、体幹は訓練群において対照群よりも安定していたと言える。ヒトにおいても、歩行時に体幹は2、3度の振幅で前後に傾く（Hirasaki et al, 1999）が、過度の揺れはエネルギーの損失につながり、また視線の維持も困難になる。この点において、ヒトの値よりはやや大きいものの、対照群よりもはるかに体幹の揺れを小さく抑えた訓練群は、効率のよい歩行を行っていたと言える。

3-5 頭部の動き

図7に既に示したように、訓練群、対照群ともににおいて、頭部は左右後肢の動きに合わせ1歩行周期に2回の上下動を繰り返していた。その振幅は、上下動が生じるメカニズムが異なるにも関わらず、2群ではほぼ同じであった。頭部はさらに、この上下動を代償するように前屈・後屈運動を行っていた（図9）。すなわち、頭部の位置が高い時には前屈し、低い時には後屈していた。この代償的運動は歩行中の視線の安定を助けると考えられる。ヒトに見られる同様の頭部運動は、前庭反射に由来すると言われている（Hirasaki et al, 1999）。ニホンザルにおいても同じ頭部と視線安定メカニズムが働いている可能性が高い。訓練群と対照群の両方に見られたことから、この代償的頭部運動には訓練の影響はほとんど無いと言えるだろう。

4. 考察

今回の結果により、訓練されたニホンザルが効率的な二足歩行を行い得るメカニズムが、

部分的にはあるが明らかになった。訓練群は後肢の関節、特に股関節と膝関節をより伸展位で用いることにより、少ない関節運動で大きな歩幅を実現する。また、立脚相において膝関節角度をある程度の伸展位で維持することにより、倒立振子の原理を利用した歩行が可能となる。さらに、体幹部の揺れを少なくすることにより、歩行の安定性を増す。こうした特徴により、訓練を受けた二ホンザルはそうでないものよりも、効率の良い歩行を行うことが可能となったのだろう。

ここで重要なのは、訓練群の二足歩行効率が訓練によって改善されたという一見あたりまえの事実である。彼らは1歳半頃から訓練を受け始めるが、それ以前は他の二ホンザルと何ら変わるところはなかった。つまり、生後の訓練によって二足歩行効率が大きく変化する得ることが、今回の研究によって明らかになったわけである。初期ヒト科のロコモーション様式を考える際に常に問題となるのは、二足歩行を始めたばかりの我々の祖先の二足歩行はどの程度効率の良いものだったのかという点である。他の運動様式への適応が外適応となって、初期ヒト科は二足で立ち上がった時からうまく二足歩行できたという考えがある一方で、最初は不器用な歩行であったのが徐々に上達していったという意見も存在する。後者の説は、不器用な二足歩行はエネルギー効率が悪く、我々の祖先がさまざまな危険を冒してまでそれを行ったとは考えにくいという意見によって批判されてきた。しかし、今回二ホンザルの例で示したように、歩行効率が生後に改善され得るものであるなら、それは我々の祖先が二足歩行をたとえ不器用ではあっても続ける重要な動因になった可能性が十分あるだろう。

もうひとつ今回の研究で明らかになった重要な点は、訓練によって得られた二足歩行の特徴が、ある程度ではあるが、ヒトの直立二足歩行の特徴に似ていたということである。ヒトの直立二足歩行については、これまでも多く調べられており、ヒト歩行の特徴は効率の良い歩行に欠かせないものだとしてきた。しかし、ヒト歩行の特徴が効率的な歩行に欠かせないと考えられてきた理由は、ヒトがそれらの特徴でもって歩いているからというものであった。一種の循環論法である。今回の結果は、ヒトと系統的に遠い二ホンザルが訓練によってヒト歩行に近い特徴をある程度持つようになったというものであった。いわば、独立した別系統でヒト歩行の特徴の発達が再現されたわけである。これがチンパンジーやボノボでの結果であれば、共有旧形質による影響が大きいであろうが、系統的に遠く、日常のロコモーション様式も大きく異なる二ホンザルではその可能性は小さい。今回の結果は、ヒト歩行の特徴が効率的な歩行に欠かせないものだという考えを支持する初めての具体的な証拠となる。

霊長類の二足歩行訓練に関する研究はまだその端緒についたばかりである。直立二足歩行の進化に関する研究は、二足歩行獲得前段階を念頭においてなされることが多かった。

二足歩行はどのようなロコモーション様式から進化したのかを探る研究である。一方、二足歩行獲得から現代人の直立二足歩行への進化に至る進化については、適当な被験体がないことからアプローチの方法は限られたものとなっていた。今回の分析は、その空白を埋めることを目的のひとつとしてなされた。上述の結果が示すように、ヒトと系統的に遠いニホンザルでさえヒトの直立二足歩行の進化についての手がかりをもたらし得るならば、二足歩行訓練を受けた被験体を調べることの可能性は計り知れない。歩行の人類学的研究の一分野を担う重要なアプローチとなり得るであろう。

引用文献

- Ishida H. (1991). A strategy for long distance walking in the earliest hominids: effect of posture on energy expenditure during bipedal walking. In: Coppens Y, Senut B (editors), *Origine(s) de la bipédie chez les hominidés*. Paris: Édition du CNRS. p9-15.
- Hayama S, Nakatsukasa M, Kunimatsu Y. (1992). Monkey performance: the development of bipedalism in trained Japanese monkeys. *Acta Anat Nippon* 67: 169-185.
- Hirasaki E, Moore ST, Raphan T, Cohen B. (1999). Effects of walking velocity on vertical head and body movements during locomotion. *Exp Brain Res* 127: 117-130.
- Murray MP, Spurr GB, Sepic SB, Gardner GM, Mollinger LA. (1985). Treadmill vs. floor walking: kinematics, electromyogram, and heart rate. *J Applied Physiol* 59:87-91.
- Nakatsukasa M. (1991). Monkey performance and morphology of bones: an influences on Japanese macaque postcrania with long term trained bipedal walking. In: Ehara A, Kimra T, Takenaka O, Iwamoto M (editors), *Primate Today*, Amsterdam: Elsevier Science Publisher. p493-494.
- Nakatsukasa M, Hayama S. (1991). Structural strength of the femur of bipedally trained monkey. *J Anthropol Soc Nippon* 99: 289-296.
- Preuschoft H, Hayama S, Günther MM. 1988. Curvature of the lumbar spine as a consequence of mechanical necessities in Japanese macaques trained for bipedalism. *Folia Primatol* 50: 42-58.

表 1. 被験体の年齢および体重

	被験体名	年齢	体重 (kg)
訓練群	T 1	10	11.8
	T 2	8	13.0
	T 3	4	5.1
対照群	○ 1	12	7.7
	○ 2	7	4.1

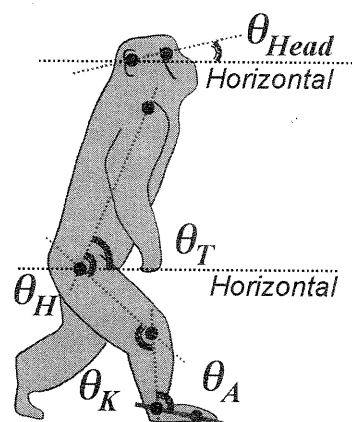
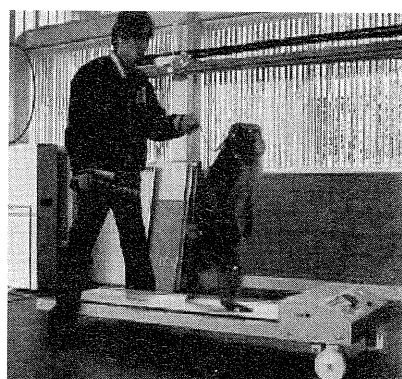


図 1. 実験風景 (左) と関節角度の定義

体幹の角度 θ_T については、肩峰と大転子点の動きを半周期ずらして反対側のそれらの点を推定した上で、両側の肩峰点の midpoint と大転子点の midpoint を結ぶ線分が水平面となす角度を計算した。

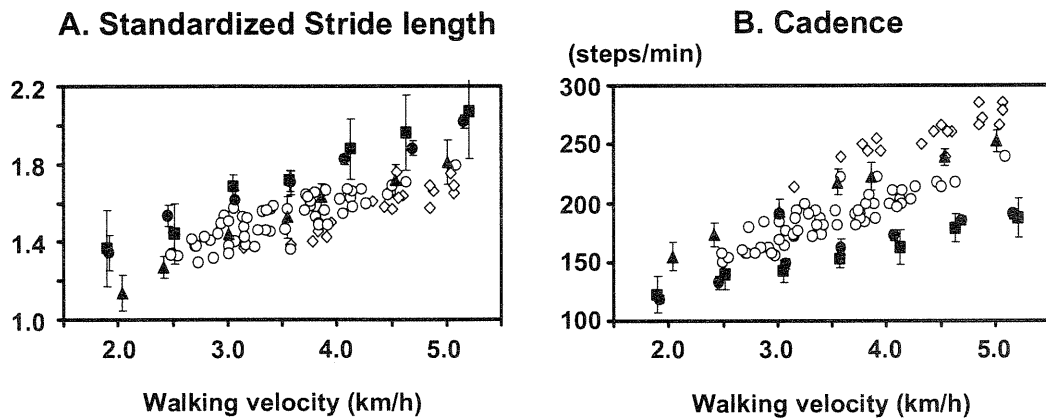


図2. 後肢長で標準化したストライド長と歩調

● T1 (訓練群)、■ T2 (訓練群)、▲ T3 (訓練群)、○ O1 (対照群)、
◇ O2 (対照群)。

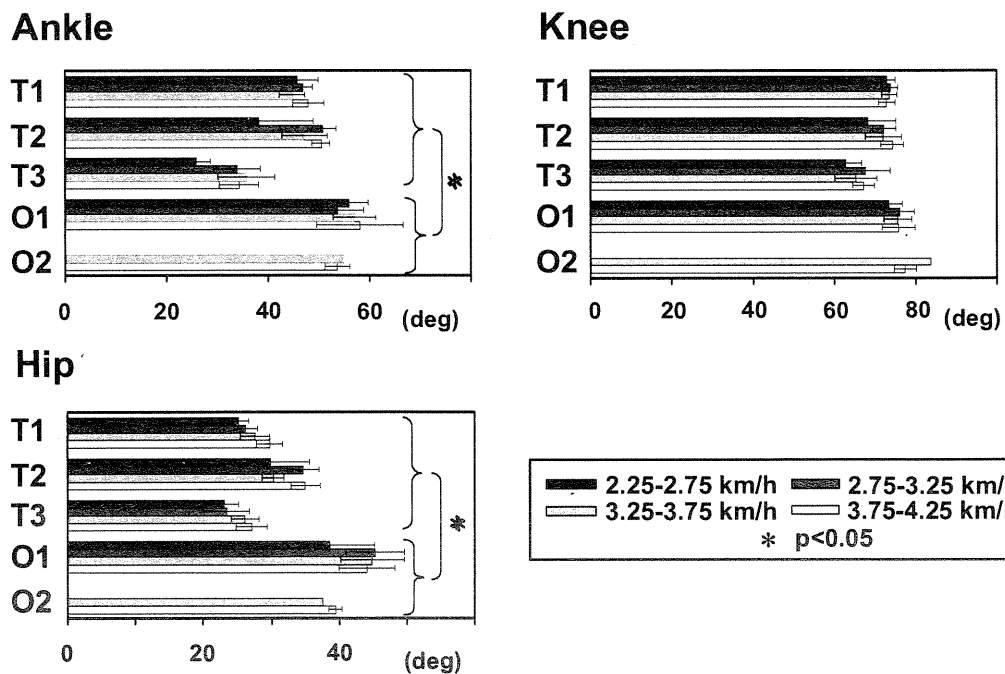
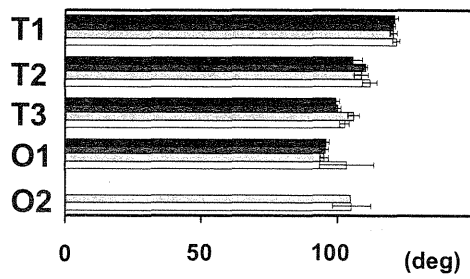
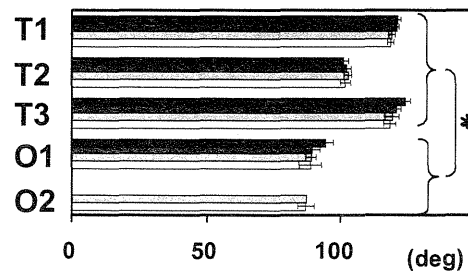


図3. 後肢関節の歩行中の角度変動幅

Ankle



Knee



Hip

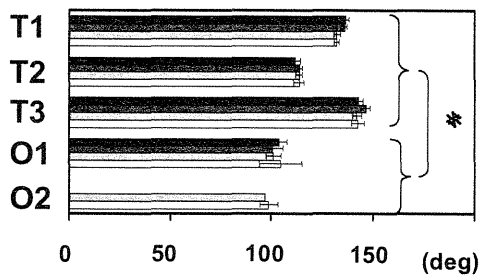


図4. 後肢関節の平均角度位置

数値が大きいほど伸展の程度が高いことを示す。記号等は図2と同じ。

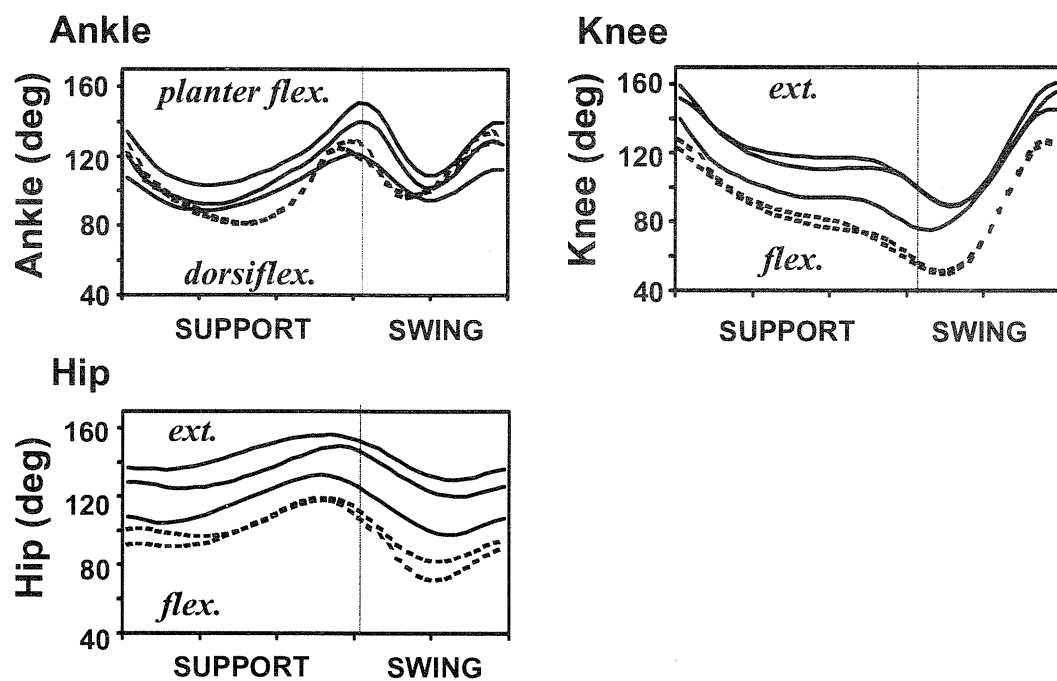


図5. 後肢関節の二足歩行時における角度変化

実線は訓練群、点線は対照群。SUPPORT は足が支持体面に接している立脚相、SWING は支持体面から離れている遊脚相を示す。

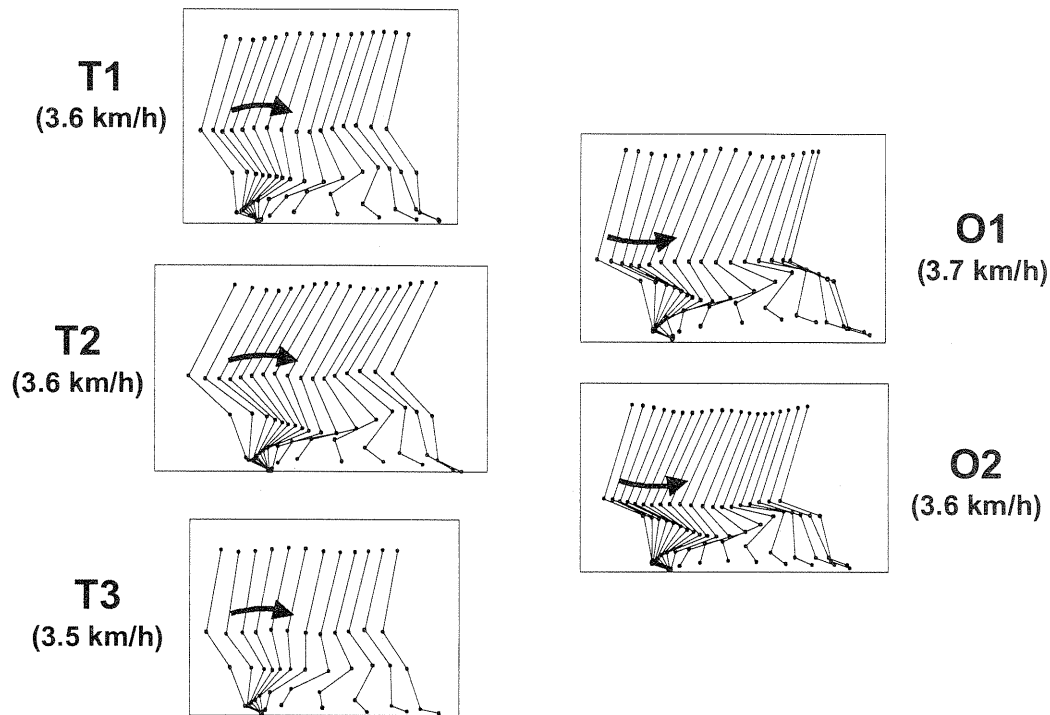


図6. 二足歩行のスティックフィギュア

訓練群の股関節点は立脚相に上に凸の軌跡を描くが、対照群では凹型の軌跡となる（矢印）。

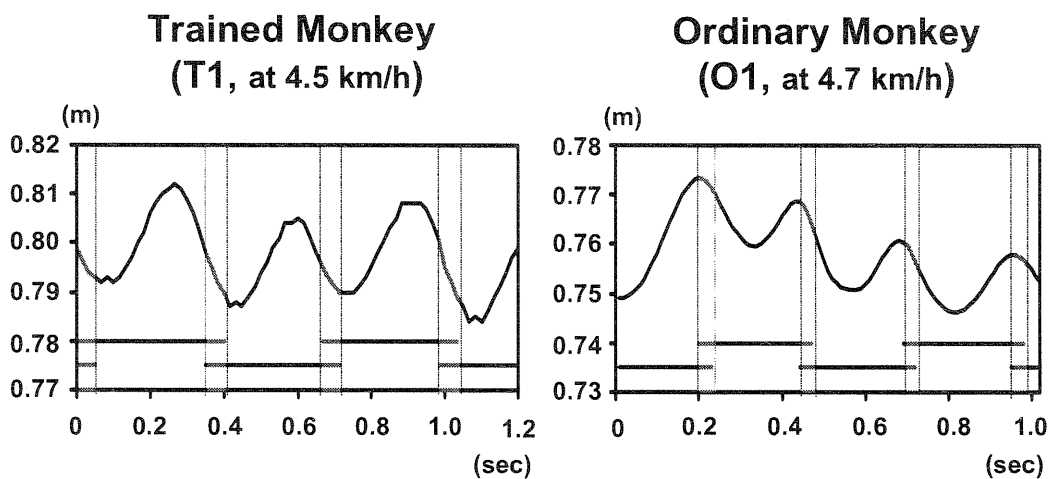
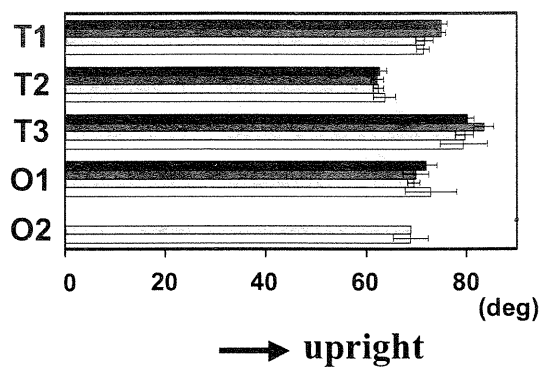


図7. 二足歩行時の頭部上下動

図の下部のバーは、左右の足の地面への接地を示す。網掛けの部分は両脚支持期、それ以外の部分は単脚支持期となる。

**A. Mean angular position
(trunk inclination)**



B. Range of trunk movement

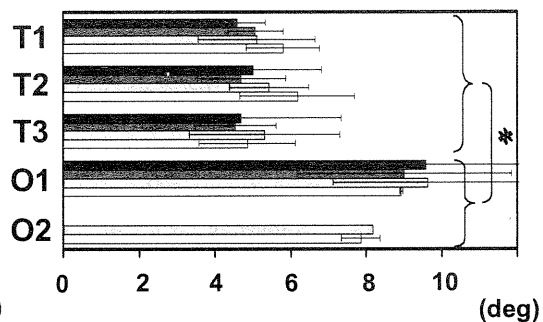


図 8. 体幹部の平均角度位置 (A) と角度変動幅 (B)
記号等は図 2 と同じ。

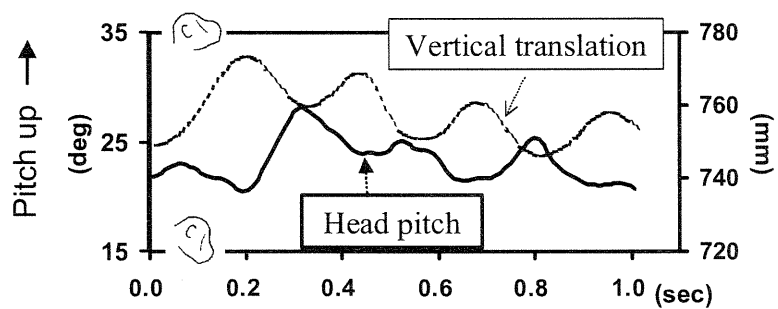


図 9. 二足歩行時の頭部の上下動と前屈・後屈運動

Kinematic analysis of bipedal locomotion of a Japanese macaque who lost its forearms due to congenital malformation.

Naomichi Ogihara, Hiraku Usui, Eishi Hirasaki, Yuzuru Hamada, Masato Nakatsukasa

Introduction

Japanese macaques trained for bipedal performance have been extensively investigated to clarify the functional requirements necessary for habitual bipedalism, and to assess the potential ability of non-human primates to walk bipedally; for gaining insights towards understanding the processes and constraints involved through the evolution of human bipedality. Previous studies have demonstrated that in the trained monkeys, lordosis of the lumbar spine similar to those in humans is formed (Preushoft et al., 1988; Hayama et al., 1992), and joint morphologies and long bone strengths are also modified to adapt to mechanical requirements of the habitual bipedalism (Nakatsukasa & Hayama, 1991; Nakatsukasa et al., 1995).

From a kinesiological point of view, Hirasaki et al. have recently studied the bipedal walking of the Japanese macaques trained for the bipedal performance (Hirasaki et al., 2002; this volume). Comparing their walking patterns to those of less trained monkeys, they found that the highly trained performing monkeys can walk more efficiently than ordinary monkeys do, due to the energy-saving mechanism which is also found in human walking (Cavagna et al., 1977; Alexander, 1991). The study successfully depicts the unique characteristics of the locomotion of the performing monkeys.

However, the bipedal locomotion of the trained monkeys can be considered as a special case. It may not represent the inherent, natural ability in Japanese macaques since it is acquired through artificially imposed training. To better understand the inherent potential of Japanese macaques to walk bipedally, and also to quantify the effects of the training, naturally acquired, untrained bipedal locomotion of Japanese macaques should also be analyzed.

Pyonta is a male Japanese macaque who loses his forearms and hands due to a congenital malformation. Because of the loss of the forelimbs, he autonomously acquires the bipedalism by himself during ontogeny. Accordingly, his locomotion is completely uninfluenced by the training. Thus it can be considered as an example of a truly untrained, but matured bipedal locomotion. In this study, the bipedal locomotion of Pyonta is measured as an example of natural bipedal walking of Japanese macaques and compared with that of the performing monkeys.

Kinematic analyses on bipedal locomotion of less trained Japanese macaques have been

conducted (Okada, 1985; Yamazaki et al., 1985; Ishida, 1991). However, a naturally acquired, totally untrained bipedal locomotion, which reflects true bipedal ability of a Japanese macaque, has never been studied.

Materials and Methods

Subject - Pyonta

Japanese monkey is inherently a quadrupedal primate. Although their voluntary bipedal behaviors are observed occasionally (Iwamoto, 1985), in general, they do not walk bipedally.

Pyonta is an unique Japanese macaque who voluntarily walks bipedally. Because he lost his forearms and hands due to congenital malformation, he had naturally engaged in bipedal locomotion since he was born in a free-ranging troop in Arashiyama, Kyoto in 1989. Since 1998, he has been cared at the Primate Research Institute, Kyoto University.

Figure 1A is a photograph of his bipedal walking pattern. Although he sometimes walks quadrupedally by contacting his forelimbs to the ground by elbow as in Figure 1B, bipedal locomotion is more ordinary mode of locomotion for him. Figure 2 is the X-ray photographs (scout scans) of Pyonta in the anesthetized condition taken by a CT scanner at Laboratory of Physical Anthropology, Kyoto University [Toshiba, TSX-002/4I (X-vision)]. The photos clearly show the degree of the congenital malformation of his forearms.

Instrumentation

In this study, Pyonta's bipedal locomotion was videotaped by two digital cameras (Sony DCR-PC10) in lateral view, while walking bipedally on a wooden platform (360cm long x 30cm width) placed in his cage. Pyonta was not forced to walk in any sense; but we called to him, knocked the wall of the cage, and placed food at the other end of the platform in order to induce natural, self-determined locomotion. We occasionally videotaped a free ball falling down to the platform and set each time of collision as the basis for synchronization of two cameras.

From the videotapes, well-recorded bipedal sequences were selected and digitized field by field using a three-dimensional motion analysis software (DKH corporation, Frame-DIAS II). The digitized points were acromion, hip (estimated position of acetabulum), knee (estimated joint center), ankle (estimated joint center), and the head of the 5th metatarsal. These landmarks were unmarked and thus extracted visually. The three-dimensional coordinates of the points were calculated by the software based on a direct linear transformation method (Nigg & Herzog, 1999). The mean errors

accompanying each of 8 measured positions equally distributed in the calibrated space were less than 4mm.

The calculated change in each of the coordinates over time is smoothed using a second-order, zero-phase shift digital low-pass filter (Bryant et al., 1984), with the cut-off frequency of 12Hz. Joint angles (hip, knee, and ankle) and inertial angle of the trunk segment, definitions of which are illustrated in Figure 3, were then calculated. A total of 9 gait cycles (from initial ground contact to the next ground contact of the same foot) was cut out from the videotapes for further analysis. Stride length and duration were also obtained from the videotapes. Speed of each gait cycle was calculated by dividing the stride length with the stride duration.

Control experiment

For comparisons, bipedal locomotion of two performing monkeys, Kampei and Kojiro, was measured in the same manner; but instead of the platform, here the monkeys walked on a treadmill, with a piece of reflective tape attached to each of the landmarks on their bodies. The velocity of the treadmill was set at 4km/h. The subjects were chosen since their physical parameters were similar to those of Pyonta, as listed in Table 1. A total of 19 and 9 gait cycles were digitized for Kampei and Kojiro, respectively. For treadmill locomotion, stride length is calculated by the speed of treadmill ($4\text{km/h} = 1.1\text{m/s}$) times stride duration plus displacement of hip marker during the stride. See Hirasaki et al. (this volume) for further explanation on the experimental setup for the trained monkeys.

Statistical testing

For statistical testing of kinematic differences between Pyonta's and the trained monkeys' joint angle profiles, the following indices were extracted from each of joint angle profiles as in D'Aout et al. (2002): average (AVE), maximum (MAX) and minimum (MIN) joint angles, and range of joint motion (Range: calculated absolute difference between MAX and MIN). AVE referred to overall joint position throughout one gait cycle. MAX's referred to the maximum dorsiflexion occurred in stance phase, the maximum knee flexion in swing phase, and the maximum hip flexion. Whereas MIN's referred to the maximum plantar flexion at toe-off, the maximum knee extension at initial foot contact, and the maximum hip extension at toe-off. The same indices were also calculated for trunk inclination angle profile.

One way analysis of variance was conducted to test these 16 variables as well as gait parameters (stride length, stride duration and speed) by using a commercial software (Statistica, Statsoft Inc.).

The Leuvene's test was used to test homogeneity of variance. In the strict sense, the variances must be homogeneous in order to apply the statistical test adopted; however, here we assumed that the result of the statistical testing was valid even though the variances were calculated as statistically non-homogeneous.

Results

Laterality in Pyonta's bipedal walking

Out of 9 gait cycles of Pyonta collected, 5 cycles are digitized on the right side and the remaining cycles are on the left. Figure 4 compares the changes in mean joint angles over time, expressed as a percentage of one gait cycle. Standard deviations are also plotted to visualize the variation of the curves. Here, joint angles are all zero when the torso, thigh, shank, and instep of the foot segments are in a straight line. Hip and knee joint angles are positive for flexion, and ankle joint is positive for dorsiflexion.

Originally, we assume the joint angle profiles are basically identical for both sides. Nevertheless, as illustrated in Figure 4, the walking patterns are considerably different in the hip joint. The range of the hip joint movement is much smaller on the left side because the joint is less flexed at the time of toe-off, suggesting that Pyonta pushes off relatively weakly by its left hindlimb. Therefore, we use only the joint angle profiles of the right side for comparisons with those of the trained monkeys. We will discuss a possible reason of the observed laterality later.

Comparisons of Pyonta's walking pattern with those of the trained monkeys

The averaged gait parameters of Pyonta and the two trained monkeys are listed in Table 2. Pyonta's stride duration was significantly longer than those of the trained monkeys, although all subjects do not differ much in the stride length. Pyonta's walking speed thus becomes significantly slower. In this study, Pyonta walks at self-selected speed while the trained monkeys walk on the treadmill, velocity of which is set at 4km/h. Therefore, their walking patterns do not perfectly correspond to that of Pyonta. However, because gait patterns generally do not vary very much if their stride lengths were approximately the same, we assume the data obtained in this study can be comparable for further analyses.

Figure 5 shows the joint angle profiles of the trained monkeys. The results of the statistical test of the kinematic indices are presented in Table 3. Stick diagrams of the subjects' typical gait cycles are also shown in Figure 6. The figures indicate that the ankle joint is significantly less plantar flexed at toe-off in Pyonta, but the maximum dorsiflexion is about the same for both groups. The range of

joint motion thus becomes significantly smaller. In the trained monkeys, the ankle plantarflexion is much larger in the trained monkeys at initial contact.

As for the knee joint, the range of the motion is not significantly different but the average, maximum, and minimum joint angles are all significantly larger in Pyonta, suggesting that his knee is more flexed throughout his bipedal walking. Conversely, the knee is much extended in the trained monkeys especially at initial contact. Moreover, following initial contact, the knee flexion is increased linearly in Pyonta until it reaches to the maximum, but the joint profiles of the trained monkeys become almost flat in middle-late stance phase, indicating that the knee is relatively extended here

The hip joint is also significantly more flexed in Pyonta than in the trained monkeys throughout walking. The range of joint motion is about the same for all, but Pyonta does not show the sharp change in hip extension in late stance as in the trained monkeys.

The trunk inclination angle is almost fixed for all subjects, but significantly larger in Pyonta, indicating that he bends his trunk more forward when he walks. Yet, this is not a special trend which distinguishes Pyonta from the trained monkeys. The trunk inclination angle of one of the trained monkeys (Kojiro) is as large as that of Pyonta as illustrated in Figure 6. What distinguishes the two groups is the pattern of the trunk inclination angle profile. The trunk segment moves in a sinusoidal manner in the trained monkeys as shown in Figure 5; it is most inclined anteriorly in mid to late stance and in terminal swing, and is most vertical at toe-off and opposite toe-off, like in humans (Sutherland et al., 1994), whereas Pyonta's trunk segment does not move in such a way.

Discussion

Why Pyonta's locomotion is asymmetry?

The Pyonta's bipedal walking pattern shows considerable laterality in the hip joint profile as illustrated in Figure 4. His left hip joint does not extend as much as the right one, and the range of the joint motion of the left side is relatively smaller. Here these discrepancies are considered to be attributable to the pathology of his left hip joint. Figure 7 shows the three-dimensional CT images of Pyonta's femora articulated with acetabulums. As it reveals, his left femoral head is deformed and dislocated, forming a pseudo-joint. The femoral neck seems to have been broken. On the other hand, his right femur seems perfectly articulated with the acetabulum. These observations suggest that Pyonta's left hip joint was somehow injured before and the joint motion has been hindered due to the injury, although it has been naturally healed. Thus the left hip joint is relatively immobile. The

laterality was not visually detectable, but such a difference is successfully depicted by digitizing in this study.

Is Pyonta a good biped?

Pyonta was initially expected to be a good biped because he had been engaged in bipedalism since he was born. However, by putting the observed kinematic characteristics together, we find this is probably not the case. This study demonstrates that Pyonta's bipedal walking is characterized as a relatively more "bent-hip, bent-knee" locomotion comparing to those of the trained monkeys, which is expected to be energetically less efficient. In addition, it is noted that his ankle is less plantarflexed and his knee is more flexed at toe-off, suggesting that the trunk is not lifted up efficiently by knee extension and ankle plantarflexion at the toe-off. Whereas, the trained monkeys are observed to be able to extend the ankle and knee to bring the trunk [and the center of mass (COM)] highest, and then exchange stored potential energy to kinematic energy to move forward like an inverted pendulum (Hirasaki et al., this volume). Thus the hip joint point (Figure 6) and the trunk inclination angle profile (Figure 5), both known to roughly correspond to trajectory of the COM in human walking (Sutherland et al., 1994), move sinusoidally in the trained monkeys. The energy-efficient inverted pendulum mechanism is not adopted in Pyonta's walking, suggesting that his locomotion is less elaborated.

Why Pyonta does not become a good biped walker?

Mori (2003) has preliminarily reported by using PET (Positron Emission Tomography) that activity of primary motor cortex and supplementary motor area are higher in bipedal locomotion than in quadrupedal locomotion in his bipedally trained Japanese monkey (not a performing monkey). This result suggests that bipedal walking is a kind of dexterous motion; bipedal locomotion has to be precisely controlled by higher centers for inherently quadrupedal Japanese monkeys. Therefore, it could be considered that Pyonta's bipedal locomotion is less elaborated because he somehow lacks for the skill, despite of the fact that he has been engaged in bipedalism for a sufficiently long time.

The difference in locomotion seems to be more attributed to the process of acquisition of bipedal locomotion. In the training method employed in the monkey performance, monkeys are trained to keep upright bipedal posture prior to training of bipedal walking (Hayama et al., 1992). They are not trained to walk until they became possible to maintain upright posture. Because of this two-step training, the lumbar lordosis is acquired by performing monkeys (Preushoft et al., 1988; Hayama et al., 1992). Whereas Pyonta did not follow such a two-step training method but probably tried to walk

bipedally from the beginning; no one taught him to be upright, and thus Pyonta does not form such a lordosis as shown in Figure 2. The lumbar lordosis can be considered to be an adaptation for hip extension, since lumbar region is shifted anteriorly and thus hip extension is less restricted by psoas major muscle. Therefore, such a morphological adaptation of postcranium evolved through the two-step training method is suggested to be one of the key adaptations for acquisition of the human-like, energy saving locomotion for Japanese macaques.

Consequently, the ability to walk like the trained monkeys is not an inherent ability of Japanese monkeys; rather it is a special skill that can only be acquired through the training. A necessity to walk bipedally itself does not seem to be sufficient for the acquisition of the skill, as the Pyonta's case shows.

Acknowledgments

The authors sincerely thank all the staff of Suo-sarumawashi Association and Mr. Seiji Hayakawa of Primate Research Institute, Kyoto University for their assistance in the experiments. This study is supported by a Grant-in-Aid for Scientific Research from the Japan Society for the Promotion of Science to M.N. (# 12440245).

References

- Alexander RM. (1991) Energy-saving mechanisms in walking and running. *J Exp Biol* 160: 55-69
- Bryant JT, Wevers HW, Lowe PJ. (1984) Methods of data smoothing for instantaneous centre of rotation measurements. *Med Biol Eng Comput* 22: 597-602
- Cavagna GA, Heglund NC, Taylor CR. (1977) Mechanical work in terrestrial locomotion: two basic mechanisms for minimizing energy expenditure. *Am J Physiol* 233: 243-261
- D'Aout K, Aerts P, De Clercq D, De Meester K, Van Elsacker L. (2002) Segment and joint angles of hind limb during bipedal and quadrupedal walking of the bonobo (*Pan paniscus*). *Am J Phys Anthropol* 119: 37-51
- Hayama S, Nakatsukasa M, Kunitatsu Y. (1992) Monkey performance: The development of bipedalism in trained Japanese monkeys. *Acta Anat Nippon* 67: 169-185
- Hirasaki E, Ogihara N, Hamada Y, Nakatsukasa M. (2002) Kinematics of bipedal locomotion in bipedally-trained Japanese macaques (monkey performance monkeys). *Am J Phys Anthropol Suppl.* 34: 85 .

- Ishida H. (1991) A strategy for long distance walking in the earliest hominids: Effect of posture on energy expenditure during bipedal walking. In: Coppens Y, Senut B (eds) *Origine(s) de la bipédie chez les hominides*. CNRS, Paris, pp 9-15
- Iwamoto M. (1985) Bipedalism of Japanese monkeys and carrying models of hominization. In: Kondo S (ed) *Primate Morphophysiology, Locomotor Analyses and Human Bipedalism*. University of Tokyo Press, Tokyo, pp 251-260
- Mori S. (2003) Higher nervous control of quadrupedal vs bipedal locomotion in non-human primates; Common and specific properties. *Proceedings of the 2nd International Symposium on Adaptive Motion of Animals and Machines*, WeA-K-3: 1-6
- Nakatsukasa M, Hayama S. (1991) Structural strength of the femur of bipedally trained monkey. *J Anthropol Soc Nippon* 99: 289-296
- Nakatsukasa M, Hayama S, Preuschoft H. (1995) Postcranial skeleton of a macaque trained for bipedal standing and walking and implications for functional adaptation. *Folia Primatol (Basel)* 64: 1-29
- Nigg BM, Herzog W. (1999) *Biomechanics of the Musculo-skeletal System: Second Edition*. John Wiley & Sons, Chichester,
- Okada M. (1985) Primate bipedal walking: comparative kinematics. In: Kondo S (ed) *Primate Morphophysiology, Locomotor Analyses and Human Bipedalism*. University of Tokyo Press, Tokyo, pp 47-58
- Preuschoft H, Hayama S, Gunther MM. (1988) Curvature of the lumbar spine as a consequence of mechanical necessities in japanese macaques trained for bipedalism. *Folia Primatol (Basel)* 50: 42-58
- Sutherland DH, Kaufman KR, Moitoza JR. (1994) Kinematics of normal human walking. In: Rose J, Gamble JG (eds) *Human Walking: Second Edition*. Williams & Wilkins, Baltimore, pp 23-44
- Yamazaki N. (1985) Primate bipedal walking: Computer simulation. In: Kondo S (ed) *Primate Morphophysiology, Locomotor Analyses and Human Bipedalism*. University of Tokyo Press, Tokyo, pp 105-130

Table 1. Physical parameters of Japanese monkeys participated in this study

	age (yrs)	sex	body mass (kg)	foot	segment length (m)		
					shank	thigh	trunk
Pyonta	12	M	9.4	0.065	0.190	0.189	0.397
Kampe	9	M	12.5	0.075	0.171	0.169	0.389
Kojiro	7	M	11.7	0.084	0.158	0.223	0.408

Note: Pyonta's body mass was measured two years before this experiment.

Table 2. Comparisons of gait parameters between Pyonta and the bipedally trained monkeys.

	Pyonta		Kampe		Kojiro		homogeneity of variance
Stride length (m)	<u>0.69</u> ±	0.03	<u>0.72</u> ±	0.04	<u>0.80</u> ±	0.06	N.S.
Duration (sec)	<u>0.93</u> ±	0.08	<u>0.67</u> ±	0.04	<u>0.71</u> ±	0.04	N.S.
Speed (km/h)	<u>2.69</u> ±	0.27	<u>3.89</u> ±	0.40	<u>4.06</u> ±	0.42	N.S.

Note: The figures for Pyonta are underlined if they are significantly different from those of both trained monkeys ($P < 0.05$). The Leuvene's test was used to test homogeneity of variance. NS = not significantly different, indicating the variances are homogeneous.

Table 3. Comparisons of joint angle parameters between Pyonta and the bipedally trained monkeys.

		Pyonta		Kampe		Kojiro	homogeneity of variance	
ankle	AVE	<u>74.9</u> ±	3.5	68.5±	2.2	68.6±	2.6	N.S.
	MAX	94.9±	2.3	91.8±	2.9	93.0±	5.3	
	MIN	<u>41.4</u> ±	8.6	29.0±	3.2	31.5±	5.2	
	RANGE	<u>53.4</u> ±	10.2	62.8±	3.6	61.5±	4.4	
knee	AVE	<u>82.1</u> ±	4.9	63.7±	1.9	74.6±	2.5	N.S.
	MAX	<u>107.9</u> ±	7.0	95.7±	2.4	101.8±	4.2	
	MIN	<u>35.9</u> ±	5.9	11.9±	2.5	24.9±	4.0	N.S.
	RANGE	72.0±	8.7	83.8±	2.8	76.8±	4.9	
hip	AVE	<u>88.7</u> ±	5.5	43.8±	1.9	66.1±	2.2	
	MAX	<u>103.8</u> ±	6.6	58.6±	2.0	84.3±	2.3	
	MIN	<u>64.6</u> ±	6.8	22.1±	3.0	39.2±	4.1	N.S.
	RANGE	39.3±	6.3	36.5±	2.2	45.2±	2.5	
trunk	AVE	<u>38.0</u> ±	2.4	14.2±	2.0	32.2±	1.7	N.S.
	MAX	<u>41.6</u> ±	3.1	16.4±	2.2	34.9±	1.6	N.S.
	MIN	<u>34.2</u> ±	2.1	10.3±	1.7	28.6±	2.7	N.S.
	RANGE	7.3±	2.2	6.1±	0.9	6.3±	2.7	

Note: The figures for Pyonta are underlined if they are significantly different from those of both trained monkeys ($P < 0.05$). The Leuvene's test was used to test homogeneity of variance. NS = not significantly different, indicating the variances are homogeneous.



Figure 1. Bipedal (left) and quadrupedal (right) walking of Pyonta.



Figure 2. X-ray images of Pyonta.

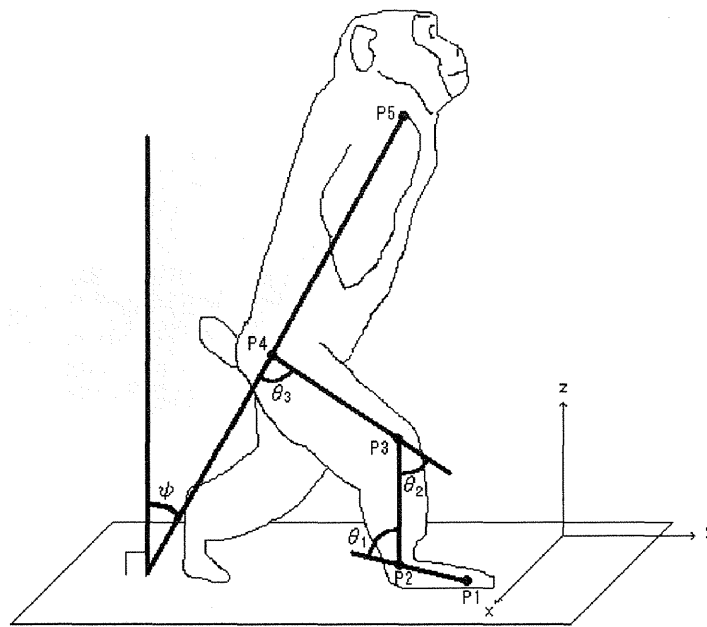


Figure 3. Definition of joint and trunk inclination angles (θ_1 =ankle joint angle, θ_2 =knee joint angle, θ_3 =hip joint angle, θ_4 =trunk inclination angle). P1-5 = landmarks

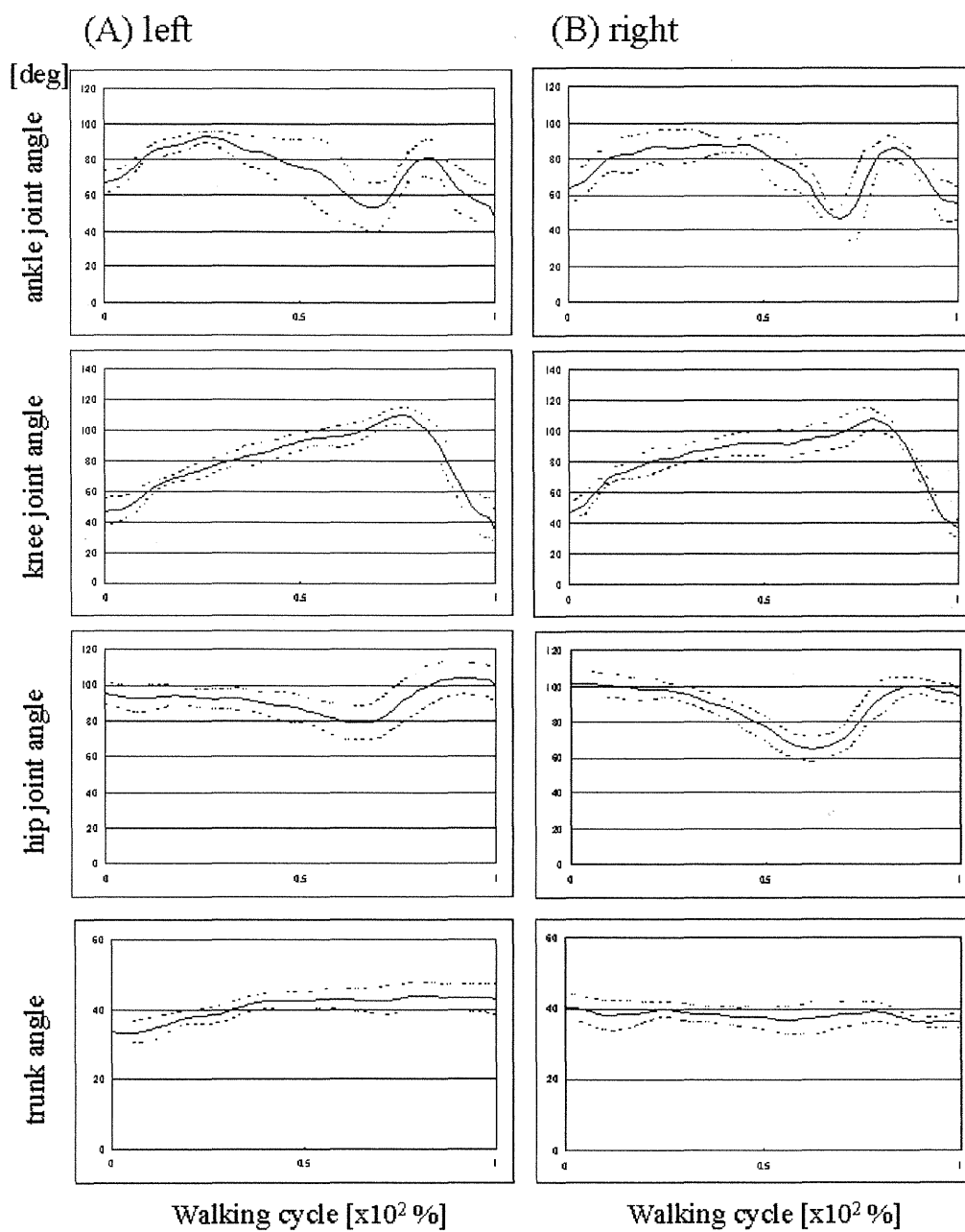


Figure 4. Joint angle profiles of Pyonta's bipedal locomotion. (A) left, (B) right. Thick solid line = mean joint angle. Dotted line = standard deviation from mean joint angle. Joint angles are positive for flexion and dorsiflexion. iflex

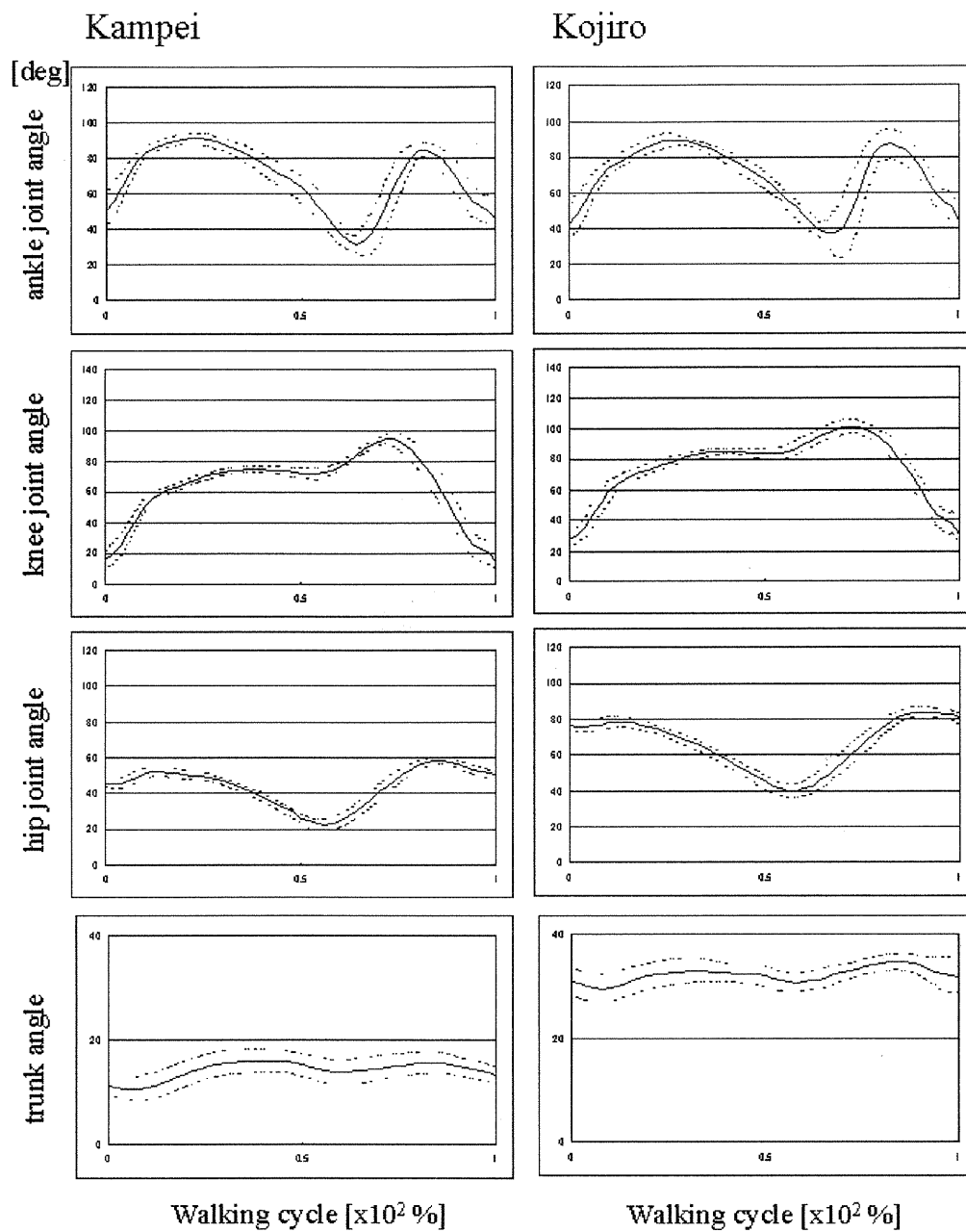


Figure 5. Joint angle profiles of the bipedally trained monkeys. Please refer to Figure 4 for comparisons of the profiles with those of Pyonta. Thick solid line = mean joint angle. Dotted line = standard deviation from mean joint angle.

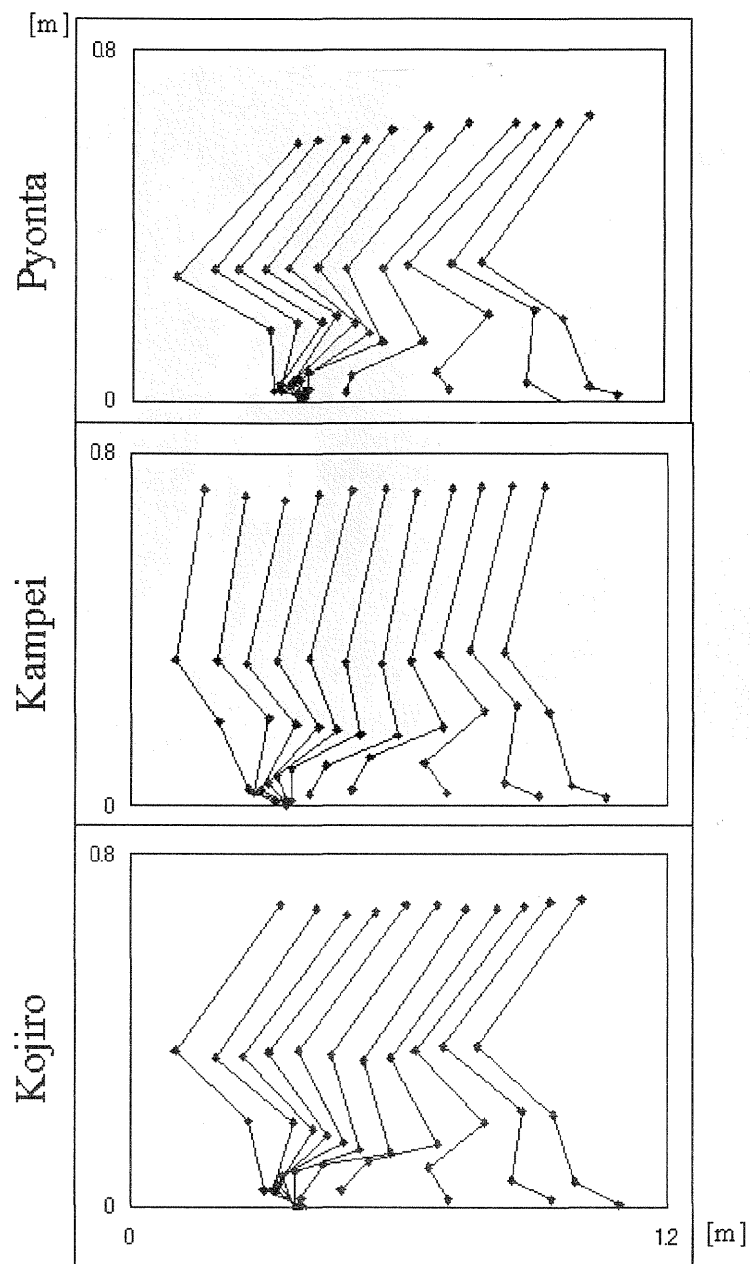
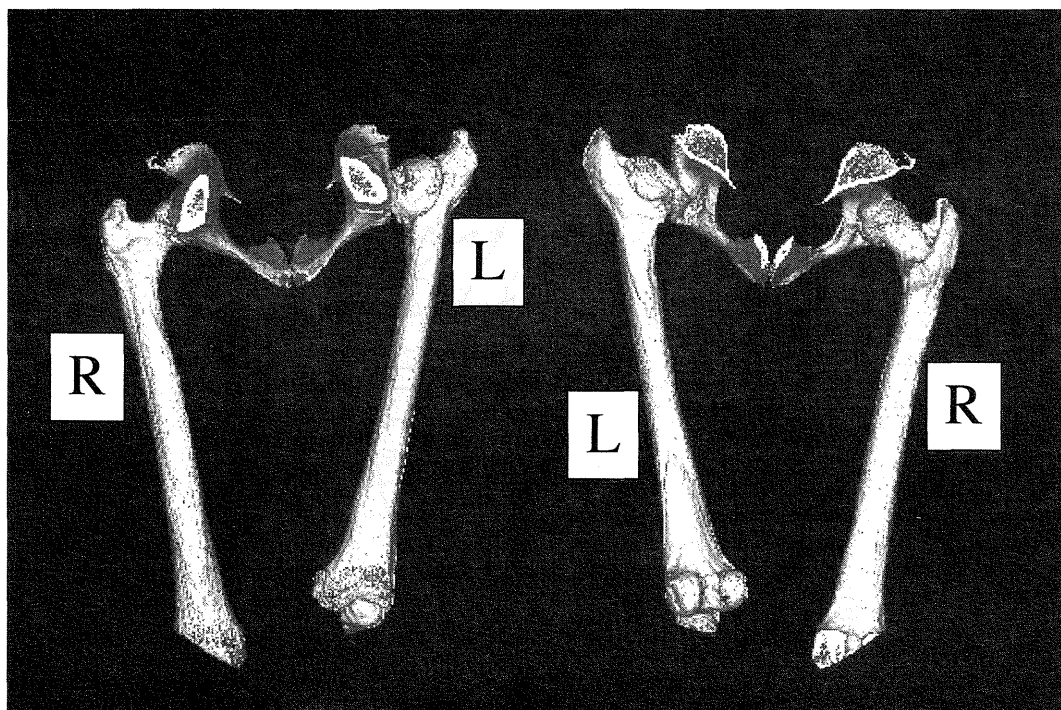


Figure 6. Stick diagrams of Pyonta's bipedal locomotion compared with those of the bipedally trained monkeys (traced every 10% of a gait cycle).



(A) anterior view

(B) posterior view

Figure 7. Three dimensional reconstruction of Pyonta's femora from consecutive CT images. Note the pathology at the left hip joint.

Skeletal response to bipedalism in macaques: with emphasis on cortical bone distribution of the femur

(マカクにおける二足性に対する骨格の反応：大腿骨の緻密骨分布について)

Masato NAKATSUKASA

Abstract We investigated cortical distribution of the femoral diaphysis of two Japanese macaques that had experienced long term bipedal exercise. These macaques were trained for a Japanese traditional monkey attraction for 11 and 8 years, respectively. Cross-sectional images were taken serially with an interval of 10% of the total length between the 20 to 80% level of the femur, and cross-sectional geometric properties were calculated. One of the macaques showed very high second moments of area and moderately narrow medullary cavity through the diaphysis, indicating active bone formation on the periosteal surface. The other macaque displayed medium cortical areas, remarkably thick cortex, narrow medullary cavity, and low second moments of area. These features indicate a marked endosteal bone growth. Two macaques showed a common unique feature about cortical bone distribution, that is, the diaphysis is very expanded mediolaterally at the mid to distal part. This feature is related to a high bending loading in this direction, which is caused by the abduction of the thigh during bipedal behaviors. At the proximal 20% level, both femora displayed a relatively thick cortex and narrow medullary cavity. The bending rigidity pattern was similar to that of ordinary macaques. We preliminarily compared these characters with those of the femur of a free-ranging macaque that had congenitally lost both forearms. The diaphysis of this macaque displayed a more circular cross-section and anteroposteriorly thick cortex at the 50% level, and weak elliptical shape at the 75% level, suggesting more predominant bending stress in the anterior-posterior direction as compared with the trained bipedal macaques. These differences probably reflect the lack of fully upright bipedal postural behavior as well as more inclined trunk in bipedal walking in this macaque.

Keywords bipedal exercise, bone remodeling, cross-sectional geometric properties, femur, *Macaca fuscata*, mechanical loading, posture

Introduction

A series of papers which dealt with postcranial morphologies of macaques which had experienced

long term bipedal exercise have been published by a group of Japanese researchers (see reviews of HAYAMA et al., 1992; NAKATSUKASA et al., 1995), collaborating with a circle of a Japanese traditional public attraction in which trained macaques took bipedal performance ("Sarumawashi", which means "playing with monkey" in Japanese). Well-trained macaques for this performance are able to stand almost fully upright and walk over kms bipedally. Although overwhelming non-human primate taxa adopt bipedal locomotor and postural behaviors, these behaviors are only minor parts of the total positional repertoire. The lack of habitual biped among non-human primates is an obstacle to interpret functional necessity and structural adaptation concerning the evolution of bipedalism in humans. The objective of our study is two-fold. First, we aim to evaluate the potential capability for bipedalism in non-human primates. Interestingly, it is shown that these macaques are more efficient bipeds than those macaques just trained for laboratory experiments (ISHIDA, 1991). He estimated the cost of bipedal walk of one of these macaques by a computer simulation and argued it was less than 70 % of that of lab subject. Secondly, we aim to clarify how specific mode(s) of bipedalism would be related to mechanical loading on the skeleton and resultant skeletal features. In one sense, this bipedal macaque case is an excellent experiment to check theoretical models between form and function. The topic of this paper is mainly concerned in the latter objective.

Previously, the authors have investigated the postcranial skeleton of one of these macaques and reported very thick cortex of the femoral diaphysis as well as unique articular morphologies (HAYAMA et al., 1992; NAKATSUKASA and HAYAMA, 1991, NAKATSUKASA et al., 1995). Recently, the second subject was available for study. A preliminary study revealed that the femur of the second macaque also had a remarkable cortical thickness at the mid diaphysis (NAKATSUKASA and HAYAMA, 1999). This coincidence is not surprising because plasticity of the cortical bone distribution related to mechanical loading is well known by direct or indirect experimental studies (AMTMANN and OYAMA, 1973; JONES et al., 1977; LANYON et al., 1982; MATSUMURA and OKADA, 1987; TRINKAUS et al., 1994; RIESENFELT, 1966; ROY et al., 1994; RUFF and JONES, 1981; Woo et al., 1981). However, cortical bone distribution throughout the diaphysis has not yet been detailed in these bipedal macaques. BURR et al. (1981) has studied the pattern of the cortical distribution in the femur of ordinary macaques. RUFF and HAYES (1983) compared it with that of the Pecos Pueblo Amerindian and discussed differences of structural adaptations between them. Thus, it is intriguing to know how femoral cortical bone distribution is different between usual quadrupedal macaques and well-trained bipedal macaques. Through this comparison, we discuss the distribution of mechanical loadings on the femur during bipedal behavior of macaques.

Materials and Methods

Bipedal training

These bipedal macaques were intended to stand and walk bipedally for a traditional animal performance. As the first step of the training, macaques are accustomed to bear the body weight on the hindlimb with assistance of a trainer. About half-hour training is executed several times a day. Within several days, macaques become to stand bipedally by themselves for a while (IWAMOTO, 1985). Through the training, the attention is paid to keep the lumbar of the standing macaque in an extend position (Fig. 1A). This bipedal standing is crucial in the early step of the training (HAYAMA, 1986; HAYAMA et al., 1992). Only after this step, emphasis is placed on bipedal walking. After one year, the standing posture becomes well upright (NAKATSUKASA and HAYAMA, 1996). In addition, they acquire a human-like lumbar lordosis which is kept even in the pronograde posture (HAYAMA, 1986; HAYAMA et al., 1992; PREUSCHOFT et al., 1988).

Subjects

We examined femora of two bipedally trained macaques. One (biped-J or Jiro) had been trained for 11 years from the age of 3 years. The other (biped-S) had been trained for 8 years from the 2 years in age. Both were adult males that epiphyseal lines were completely disappeared. Body weight and femoral total length of these macaques and means of adult male Japanese macaques are given in Table 1. Biped-J was medium in length, but it is relatively heavily built. On the other hand, biped-S was small and rather slender.

As for comparative subjects, we examined 24 adult male Japanese macaque skeletons which were housed at the Primate Research Institute, Kyoto University. Additional 23 individual CT data at the 50% level of the diaphysis were available. They were also housed at the same Institute.

Methods

Cross-sectional images of the femoral diaphysis were collected by computed tomography. They were taken with an interval of 10% of the total femoral length, from the proximal 20% to distal 80% level. The total femoral length was measured as a projected length from the femur head to the medial condyle in line with the shaft. The femur was set horizontally on the stage so that the anterior surfaces at the 20 and 80% levels become same in height. The skeleton of biped-J was mounted with a steel bar inserted into the medullary cavity. Cross-sectional images of the femur of biped-J were taken by a medical CT (X-lead, Toshiba) with a pixel size of 250 μm . Due to the steel bar, the

computed images could be biased at the 40 to 80% levels. Other subjects were investigated by using a pQCT (micro CT research SA, Norland-Stratec) with a pixel size of 65 μm . Cross-sectional geometric properties were calculated by a macro program of the NIH image. They include cortical bone area (CA), total periosteal area (TA), second moments of area around mediolateral and anteroposterior axes (I_{m-l} and I_{a-p} , respectively), maximum and minimum second moments of area (I_{max} and I_{min}), polar moment of area (I_p), and angle of the principal axis (PA). The PA angle was measured clockwise from the anterior direction (Fig. 3). As for indices, CA/TA (%CA), I_{a-p}/I_{m-l} , and $I_{\text{min}}/I_{\text{max}}$ were calculated. They are given in %.

Results

Fig. 2 shows cross-sectional images of the femoral diaphysis of bipedal macaques. Calculated properties except the PA angle are given in Table 2. Means and standard deviations of ordinary macaques and values of two bipedal macaques are shown. Values of CA in ordinary macaques decrease toward the distal epiphysis. This pattern is same for bipedal macaques. However, biped-J exhibits remarkably greater CA values than ordinary macaques. On the other hand, CA values of biped-S are close to the means of ordinary macaques.

Mean %CA of ordinary macaque increases between the 20 and 30% level, then decrease constantly. Bipedal macaques show similar patterns. However, biped-S is distinctive in the high values, especially between the 40 and 60% level. Although %CA of this region is relatively high, the greatest divergence from ordinary macaques is found at the 20% level in biped-J.

Mean I_{m-l} of ordinary macaques is greatest at the 20% level. It is lower in other levels and does not show any consistent change. I_{m-l} of biped-J is high at the 20 and 80% level and lowest at the 30% level. It increases constantly between the 30 and 80% level. Biped-S shows the high values at both ends of the diaphysis and the lowest value at the 50% level. Values are relatively low at all of the levels.

Mean I_{a-p} of ordinary macaques has a similar changing pattern as I_{m-l} . However, it increases constantly below the 30% level to the distal end. Bipedal macaques show a same pattern. However, biped-J exhibits remarkably higher values. On the other hand, biped-S shows only medium or even lower values.

Serial change of I_p in ordinary macaques is similar to that of I_{a-p} . This is not surprising because I_p is the sum of I_{a-p} and I_{m-l} . Likewise, each bipedal macaque displays similar characters as for I_{a-p} .

Means of $Ia-p/Im-l$ of ordinary macaques are about 100% in the proximal half of the diaphysis except the low value at the 30% level. In the distal half, $Ia-p/Im-l$ increases constantly, which means mediolateral bending strength becomes relatively predominant. In biped-J, the index increases constantly from the 20 to 70% levels and markedly increases between the 70 and 80% level. Values are quite higher than ordinary macaques, especially between the 30 and 60% level. Biped-S shows a similar pattern like ordinary macaques. However, values are remarkably high between the 50 and 70% level.

Means of $Imin/Imax$ of ordinary macaques are consistently high between the 20 and 60% level except at the 30% level. $Imin/Imax$ decreases abruptly between the 60 and 80% level. Thus, the diaphysis is more circular in the proximal and mid region, and becomes flat toward the distal end. Biped-J shows a similar pattern in proximal part, but displays developed flatness at the mid and distal levels. Compared with biped-J, Biped-S shows a higher circularity in the proximal levels, but a higher degree of flatness in the mid and distal levels.

Since $Imin/Imax$ does not reflect in which orientation the flatness is developed, it is better to analyze this ratio with the orientation of PA. For example, the distribution of the PA angle at the mid-diaphysis is bimodal (Fig. 3). The PA directs either mediolaterally or anteroposteriorly without intermediate orientation. Frequencies of two distributions are nearly same. In most individuals, $Imin/Imax$ is within a range between 75 to 95%. It is interesting to note that a small number of individuals are beyond this range and that the PA of those individuals directs anteroposteriorly. However, bipedal macaques exceptionally show a developed flatness at the 50% level with their PA directed mediolaterally.

Same analyses have been done at other levels (Fig. 4). At the 30% level, where the flatness is relatively developed, ordinary macaques show PA which is rotated moderately (less than 40 degrees) counterclockwise. At the 40 and 50% levels, ordinary macaques are separated into two types regarding the orientation of PA. Some individuals show an elongated cross-sectional shape in the anteroposterior direction. Distalward, the frequency of mediolaterally directed PA increase. At the 60% level, there is no individual that shows an elongated cross-sectional shape in the anteroposterior direction. At the 70% level, almost every individual shows mediolaterally directed PA. Compared with this pattern, bipedal macaques are unique in the markedly expanded diaphysis in the mediolateral direction through the 50 to 70% levels.

Discussion

Cortical bone distributions of these bipedal macaques are unique throughout the femoral diaphysis.

As for many geometric properties and indices, these macaques are beyond the ranges of ordinary macaques. Not surprisingly, high degree of mechanical loading has enhanced bone apposition through the diaphysis. Interestingly, two macaques are different in the mode of cortical bone apposition. Biped-S shows medium CA, high %CA (= narrower medullary cavity), and low second moments of area throughout the diaphysis. This result indicates the bone formation was very active on the endosteal surface. On the other hand, the femoral diaphysis of biped-J shows extraordinarily high second moments of area and moderately narrow medullary cavity (except the 20% level). Thus, the bone formation has progressed more on the periosteal surface. It is known that sensitivities of the periosteal and endosteal surfaces to mechanical stress change around adolescence (RUFF et al., 1994). However, the ages that the exercise has started and periods of exercise do not differ largely in these two macaques. Ontogenetic factor unlikely explains this difference. It would be necessary to compare detail history of each individual as well as other physical characters, and to collect more subjects.

BURR et al. (1981) published a comprehensive study of cross-sectional geometric properties of macaque femur. The results of the present study basically agree with those of their study, for example, as for the patterns of CA, second moments of area, and orientation of PA throughout the diaphysis. The cortical area is greater proximally, suggesting a greater structural rigidity against axial loading. The proximal region of the femoral diaphysis is more circular and the mid to distal diaphysis becomes more elliptical distally with greater structural strength about the mediolateral bending (BURR et al., 1981, RUFF and HAYES, 1983). One of our findings is that the 50% level of the diaphysis is the transitional region where the diaphysis is more pronounced in mediolateral bending stiffness in the Japanese macaque. The distribution of the PA orientation is bimodal at this level and mediolaterally elongated elliptical form appears at more distal levels.

Compared with ordinary macaques, bipedal macaques are unique in the more expanded diaphysis mediolaterally through the mid to distal diaphysis. This feature is marked even at the 50% level. At more proximal level, expansion of the shaft in any particular orientation is less marked and common unique pattern is not observed. Indeed, neither Imin/Imax nor the PA orientation distinguishes the femora of bipedal macaques from those of ordinary macaques at the 20% level.

Thus, both pronounced anteroposterior bending strength around mid diaphysis and a high mediolateral bending stiffness in the proximal diaphysis, those which are characteristics of modern human femur (RUFF and HAYES, 1983), is not developed in these bipedal macaques. The cortical bone distribution suggests that the mid to distal diaphysis is suffered from high bending stress in the mediolateral direction. When well-trained macaques stand fully upright, the hip and thigh

musculature must be exerted to keep the femur in an abducted and laterally rotated position of the femur (Fig. 5). The resultant force by the muscular contraction and gravity is supposed to introduce such a mechanical loading (NAKATSUKASA et al., 1995). As for the proximal region, high %CA at the 20% level is observed in both bipedal macaques. This may be indicative of relatively greater axial loading related to bipedal behaviors. The loading *pattern* in the proximal level may not be different from that of quadrupedalism.

There is an interesting comparative case to support these interpretations. We have observed a free ranging Japanese macaque that had congenitally lacked the both forearms at the elbow (Fig. 6). This was a subadult male within a troop that was provisioned at Arashiyama, Kyoto. This macaque adopts exclusively bipedal walking when it moves. Since this macaque moved with the troop, the daily travel distance was supposedly over a few kms. We took CT images of this macaque under anesthesia and obtained comparable cross-sectional images of the femoral diaphysis from a 3D reconstruction (Fig. 7).

Although the resolution is too rough for a quantitative analysis, the cortex is appreciably thick, especially at the proximal 25% level. The mid-diaphyseal cross section is circular and the cortex is thick in the anterior and posterior parts, which suggest a relatively high bending strength in the anteroposterior direction. Even at the distal 75% level, the cross section is less elliptical.

The mode of bipedal walk in this Arashiyama macaque is distinct from that of ordinary Japanese macaques in its more upright trunk though less than in the trained macaques (Fig. 6). Supposedly, this Arashiyama macaque is a very efficient biped. However, this macaque rarely keeps standing posture. We observed a rare case that this macaque was fed in standing (Fig. 1C). Its trunk never became upright and the hip and knee joints were kept partially flexed similarly as it was walking. This posture is quite different from that of well-trained bipedal macaque. The lack of fully bipedal postural activities and more inclined trunk as compared with the trained macaques may have introduced a different type of loading, namely greater bending in the anteroposterior direction to the mid to distal shaft of the femur in this macaque.

These examples suggest that the sensitivity of the cortical bone to stresses can be helpful to infer how fossil hominoids/hominids moved or how the femoral structure changed as the frequency of bipedal behavior increased in the evolution of human bipedality (RUFF et al., 1994). As a matter of fact, Japanese macaques are committed for semi-terrestrial cursorial locomotion, and their specialized body structures (limb proportions, joint motion ranges, bi-acetabulum distance, muscular arrangements, etc.) make it impossible to yield direct inferences. However, experimental studies have a huge benefit to depict the causal link between behavior and skeletal structure. The

accumulation of these data, that is, individual and ontogenetic variations, enriches a basis of mechanical interpretation of the hip and thigh biomechanics of bipeds.

Acknowledgements The author sincerely thank to Mr. Umejirō MURASAKI and trainers of the Suo Sarumawashi, and the late Mr. Nobuo ASABA of the Iwatayama Monkey Park, Kyoto for collaboration to our study. We are glad to the Primate Research Institute for access to specimens under their care.

References

- AMTMANN, E. & OYAMA, J. (1973): Changes in functional construction of bone in rats under conditions of simulated increased gravity. *Z. Anat. Entwickl.-Gesch.* **139**:307-318.
- BURR, D.B., PIOTROWSKI, G., & MILLER, G.J. (1981): Structural strength of the macaque femur. *Am.J.Phys.Anthropol.* **54**:305-319.
- HAYAMA, S. (1986): Spinal compensatory curvature found in Japanese macaques trained for the acquisition of bipedalism. *Growth* **25**:161-178. (in Japanese with English abstract)
- HAYAMA, S., NAKATSUKASA, M. & KUNIMATSU, Y. (1992): Monkey performance: The development of bipedalism in trained Japanese monkeys. *Acta Anat.Nipponica*, **67**: 169-185.
- ISHIDA, H. (1991): A strategy for long distance walking in the earliest hominids: Effect of posture on energy expenditure during bipedal walking. In (COPPENS, Y. & SENUT, B. ed.) *Origine(s) de La Bipédie Chez les Hominidés*, 9-15: Paris, CNRS.
- IWAMOTO, M. (1985): Bipedalism in Japanese monkeys and carrying models of hominization. In (KONDO, S. ed.) *Primate Morphophysiology, Locomotor Analyses and Human Bipedalism.*, 251-260: Tokyo, University of Tokyo Press.
- JONES, H.H., PRIEST, J.D., HAYES, W. C., TICHENOR, C.C., & NAGEL, D.A. (1977): Humeral hypertrophy in response to exercise. *J.Bone Joint Surg.* **59A**:204-208.
- LANYON, L.E., GOODSHIP, A.E., PYE, C.J., & MACFIE, J.H. (1982): Mechanically adaptive bone remodeling. *J. Biomech.* **15**:141-154.
- MATSUMURA, A. & OKADA, M. (1987): Cross-sectional properties along the diaphysis of the rat femur as influenced by forced running exercise. *J. Anthropol. Soc. Nippon* **95**:5-18.
- NAKATSUKASA, M., & HAYAMA, S. (1991): Structural strength of the femur of bipedally trained monkey. *J.Antropol.Soc.Nippon* **99**: 289-296.
- NAKATSUKASA, M., HAYAMA, S., & PREUSCHOFT, H. (1995): Postcranial skeleton of a

- macaque trained for bipedal standing and walking and implications for functional adaptation. *Folia Primat.* **64**:1-29.
- NAKATSUKASA, M., & HAYAMA, S. (1996): Development of bipedal standing posture in trained Suo monkeys. *Primate Research* **12**: 263.
- NAKATSUKASA, M., & HAYAMA, S. (1999): Effects of bipedal standing and walking on hindlimb bones of Japanese macaques. *Anthropol.Sci.* **107**: 31-40.(in Japanese with English abstract)
- PREUSCHOFT, H., HAYAMA, S., & GÜNTHER, M. M. (1988) Curvature of the lumbar spine as a consequence of mechanical necessities in Japanese macaques trained for bipedalism. *Folia Primat.* **50**:42-58.
- RIESENFELD, A. (1966): The effects of experimental bipedalism and upright posture in the rat and their significance for the study of human evolution. *Acta Anat.* **65**:449-521.
- ROY, T. A., RUFF, C.B., & PLATO, C.C. (1994): Hand dominance and bilateral asymmetry in the structure of the second metacarpal. *Am.J.Phys.Antropol.* **94**:203-211.
- RUFF, C.B. & JONES, H.H. (1981): Bilateral asymmetry in cortical bone of the humerus and tibia-sex and age factors. *Hum.Biol.* **53**:69-86.
- RUFF, C.B., & HAYES, W.C. (1983): Cross-sectional geometry of Pecos Pueblo femora and tibiae-a biomechanical investigation: I. method and general patterns of variation. *Am.J.Phys.Anthropol.* **60**:359-381.
- RUFF, C.B. WALKER, A. & TRINKAUS, E. (1994) Postcranial robusticity in *Homo*. III: Ontogeny. *Am.J.Phys.Anthropol.* **93**:35-54.
- TRINKAUS, E., CHURCHILL, S.E., & RUFF, C.B. (1994) Postcranial robusticity in *Homo*. II: humeral bilateral asymmetry. *Am.J.Phys.Anthropol.* **93**:1-34.
- WOO, S.L.Y., KUEI, S.C., AMIEL, D., GOMEZ, M.A., HAYES, W.C., WHITE, F.C., & AKESON, W.H. (1981): The effect of prolonged physical training on the properties of long bone: A study of WOLFF's law. *J. Bone Joint. Surg.* **63A**:780-787.

Table 1 Body weight and total length of the femur of bipedal and ordinary macaques

	weight (kg)	femoral length (mm)
biped-J	18.0	187.0
biped-S	10.0	181.5
ordinary macaque mean	15.7	190.5
	(n=10, s.d. 3.0)	(n=24, s.d. 8.31)

Table 2 Cross-sectional geometric properties of the femoral diaphysis at the proximal 20 to distal 80% levels of the total length of the femur. Mean and standard deviation of ordinary macaques (n=24) and values of bipedal macaques. CA: cortical area, %CA: cortical area relative to total periosteal area, Im-l: second moment of area around the mediolateral axis, Ia-p: second moment of area around the anteroposterior axis, Imax: maximum second moment of area, Imin: minimum second moment of area, Ip: polar moment of area.

	20%	30%	40%	50%	60%	70%	80%
CA (mm ²)							
mean	107.2	100.7	97.8	93.6	88.7	82.3	79.6
s.d.	13.59	11.55	12.02	13.29	12.75	11.28	11.43
biped-J	142.3	124.6	126.0	122.1	123.0	108.3	104.1
biped-S	102.9	99.4	95.77	96.2	91.72	84.1	88.2
%CA (%)							
mean	68.5	77.2	71.7	65.0	58.6	51.2	44.3
s.d.	6.59	5.52	5.29	5.65	5.95	6.67	7.05
biped-J	80.9	81.7	76.6	72.3	65.2	51.7	44.9
biped-S	77.8	87.6	83.0	83.3	72.6	58.3	53.5
Im-l (mm ⁴)							
mean	1811.1	1434.4	1407.9	1445.2	1459.2	1428.8	1439.2
s.d.	447.2	263.0	288.5	393.6	392.5	334.4	290.5
biped-J	2293.8	1640.1	1823.5	1907.2	2086.9	2251.3	2326.1
biped-S	1281.6	1060.5	993.1	885.5	924.3	1059.9	1255.5
Ia-p (mm ⁴)							
mean	1882.1	1212.6	1360.0	1481.4	1624.7	1806.2	2301.2
s.d.	437.7	226.5	281.2	343.5	363.6	371.5	528.4
biped-J	2638.9	2028.5	2343.1	2611.1	3058.4	3326.8	4285.1
biped-S	1449.3	999.6	1085.3	1245.6	1511.9	1784.3	2336.3
Ip (mm ⁴)							
mean	3693.3	2649.2	2767.9	2945.9	3083.9	3235.1	3740.4
s.d.	868.0	476.3	550.4	683.0	730.1	675.2	792.3
biped-J	4932.7	3668.6	4166.6	4518.3	5145.3	5578.1	6611.2
biped-S	2730.9	2060.1	2078.4	2131.1	2436.2	2844.2	3591.8
Ia-p/Im-l (%)							
mean	104.4	84.8	97.1	103.6	112.5	127.5	159.6
s.d.	9.60	7.30	10.29	12.41	13.0	13.66	19.04
biped-J	115.0	123.7	128.5	136.9	146.6	147.8	184.2
biped-S	113.1	94.3	109.3	140.7	163.6	168.3	186.1
Imin/Imax (%)							
mean	82.5	72.9	83.0	83.6	82.3	76.3	62.8
s.d.	11.24	6.83	6.26	8.03	6.46	6.46	7.68
biped-J	78.6	74.5	76.1	72.6	64.2	64.7	51.2
biped-S	87.8	81.2	91.5	70.0	59.7	59.4	53.6

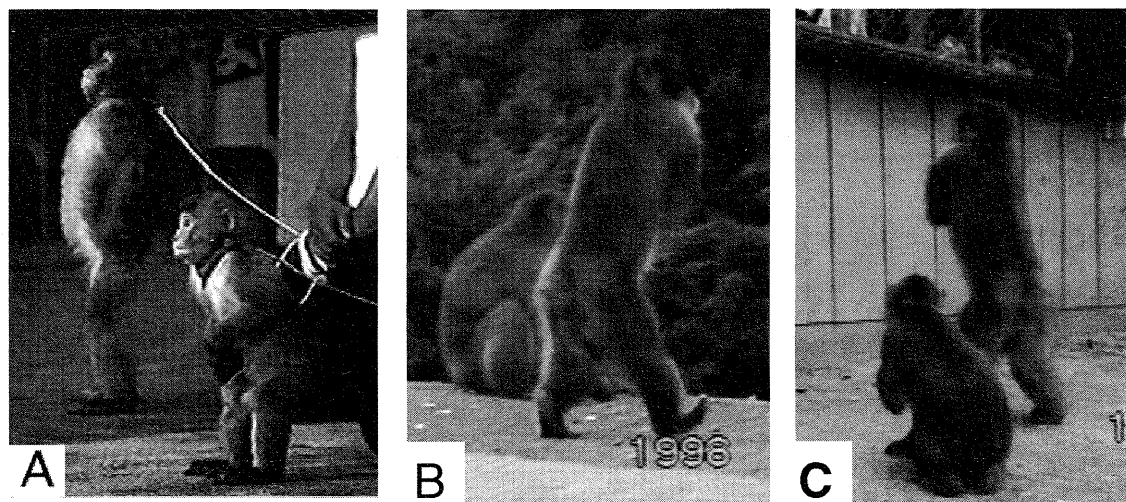


Figure 1

A: bipedal standing in trained Japanese macaques. Note a well-trained macaque (left) stands fully upright with its lumbar extended. B, C: free ranging Japanese macaque at Arashiyama, Kyoto, which lacks forearms congenitally. Note the trunk does not become upright in walking (B) and standing (C).

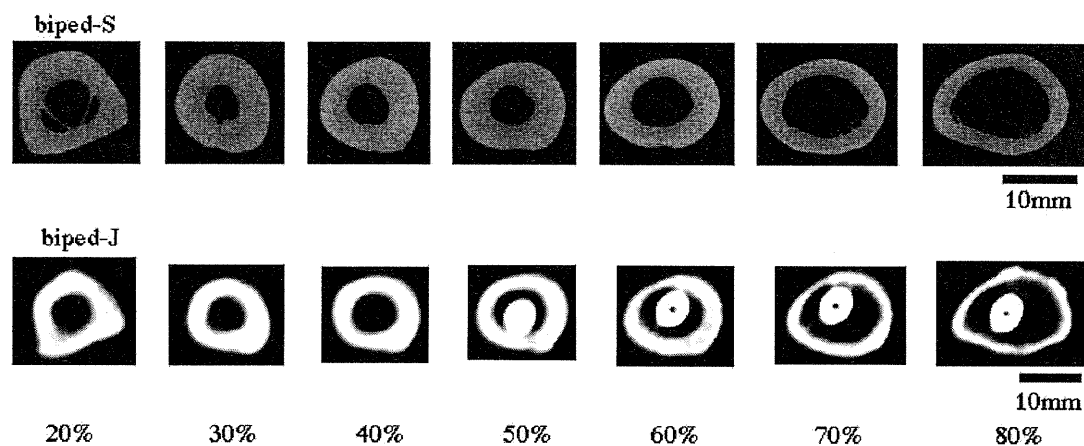


Figure 2

Cross-sectional images of the femoral diaphysis of bipedal macaques (Above: biped-J, below: biped-S). A steel bar is seen in the medullary cavity at 40% to 80% levels of the biped-J femur.

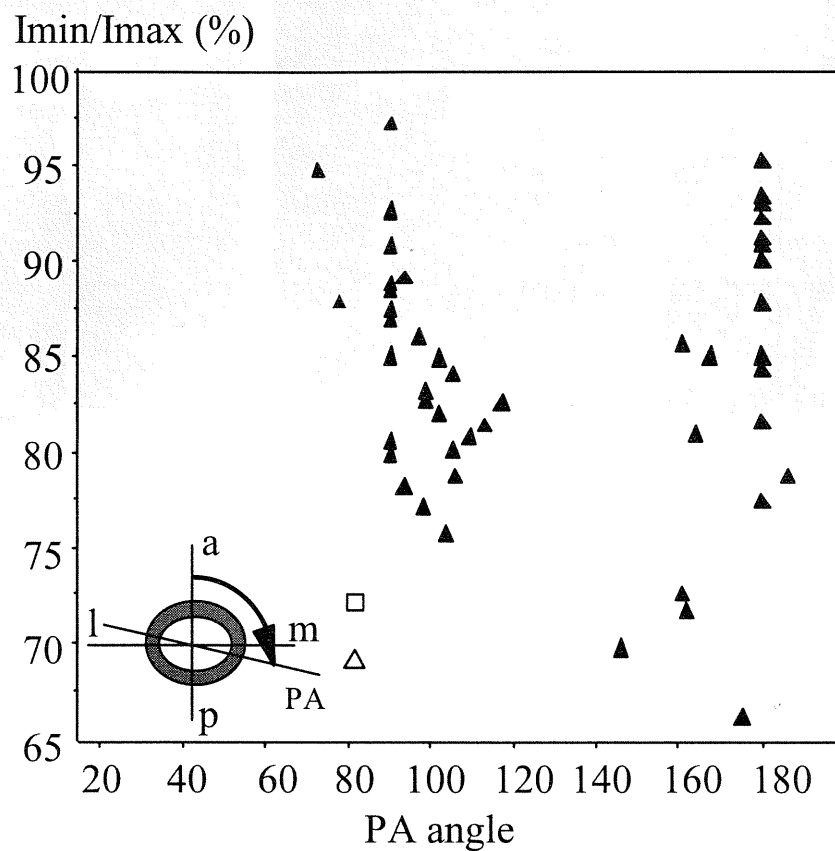


Figure 3

Bivariate plot of Imin/Imax (vertical) against the PA angle (horizontal) at the 50% level of the diaphysis. Additional samples of ordinary macaque are included (total sample size = 47). Square: biped-J, open triangle: biped-S, solid triangle: ordinary macaque.

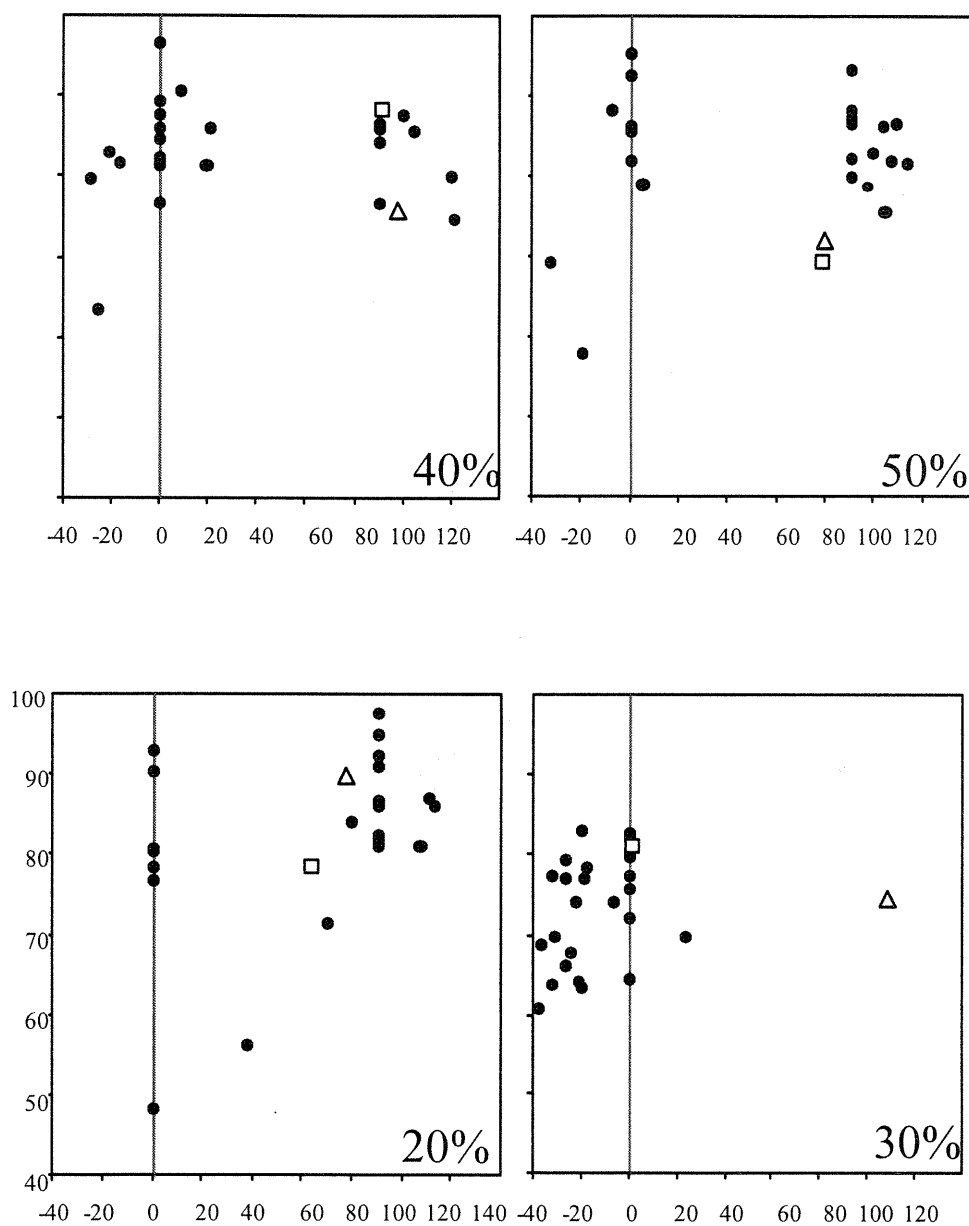


Figure 4

Bivariate plots of Imin/Imax (vertical) against the PA angle (horizontal) at the 20 to 80% level of the diaphysis. Square: biped-J, triangle: biped-S, circle: ordinary macaque.

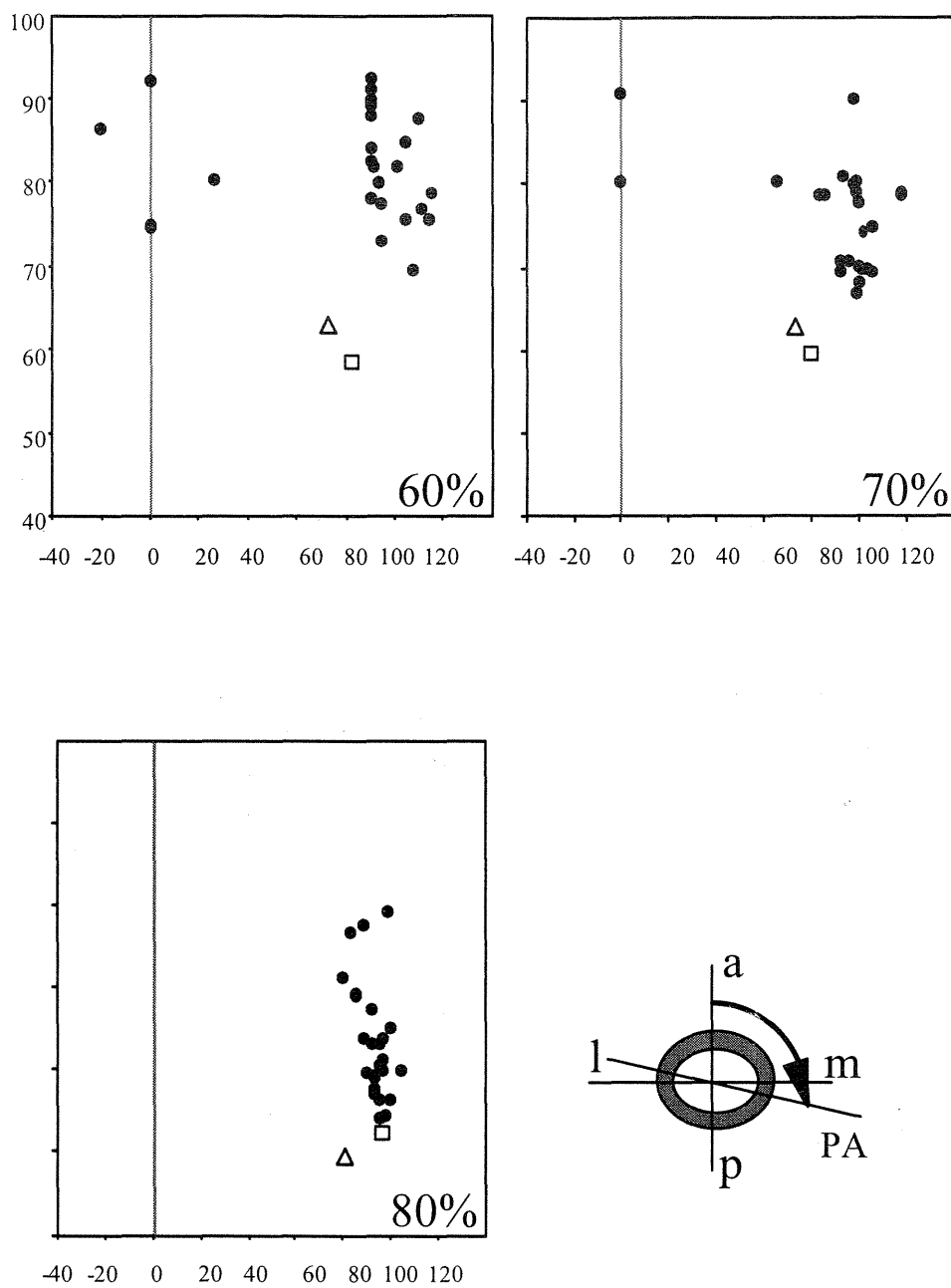


Figure 4
Continued.

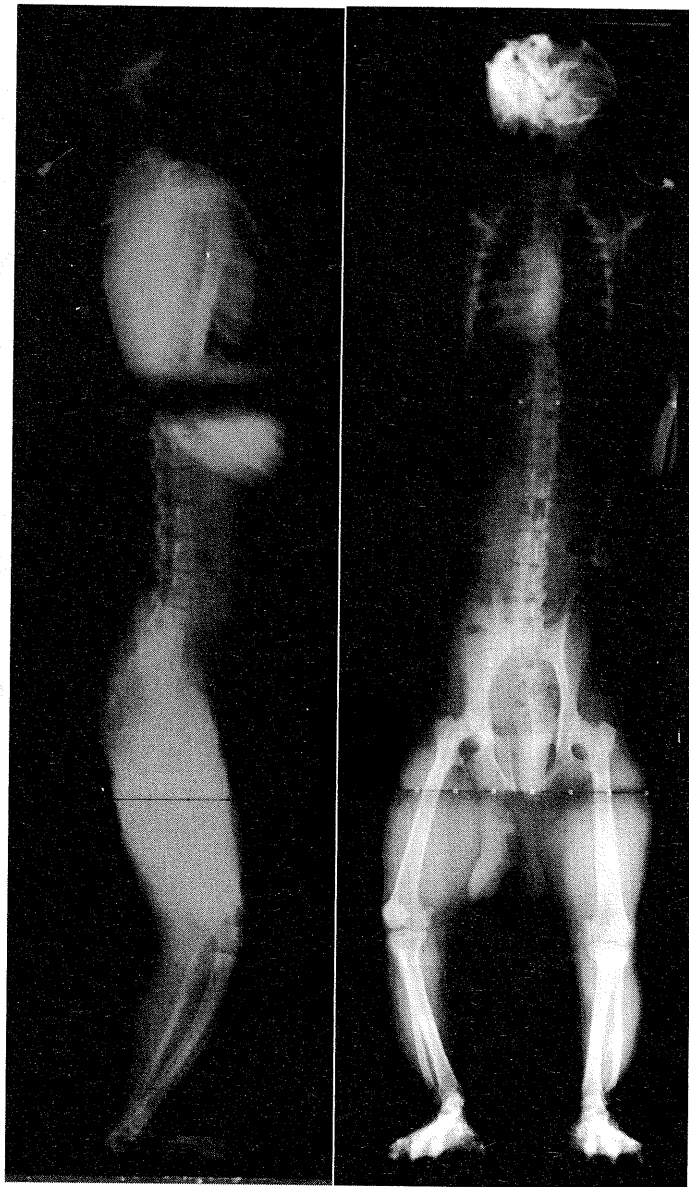


Figure 5

X-ray photographs of a well-trained bipedal Japanese macaque during bipedal standing in lateral (left side) and frontal view (right). Note the fully upright trunk, lumbar lordosis, and well extended hip and knee joints. The femur is abducted and laterally rotated.

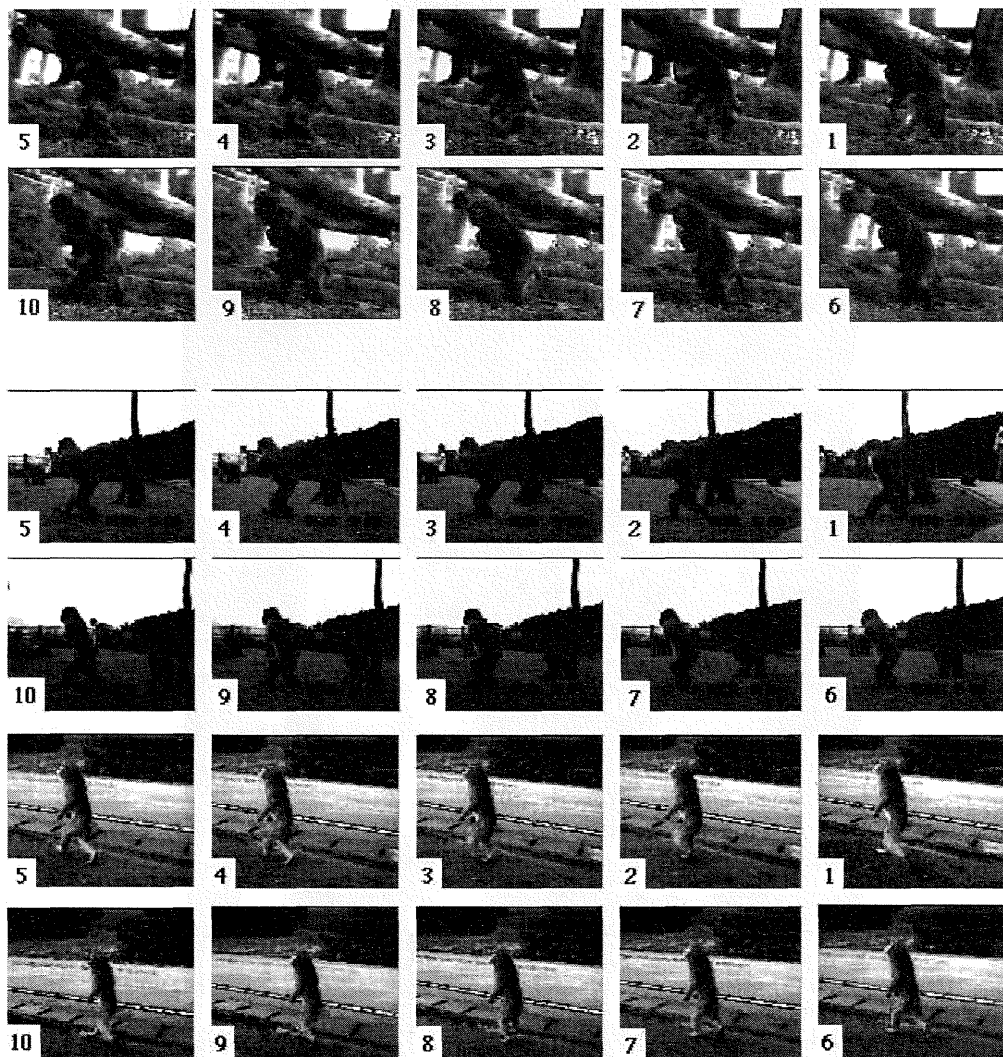


Figure 6

Bipedal walk in Japanese macaques taken from video frames. Top: voluntary walk in free ranging macaque carrying an object in hands. Middle: bipedal macaque at Arashiyama. The trunk is less inclined. Bottom: trained macaque for bipedal performance. The trunk is further less inclined than in the Arashiyama bipedal macaque.

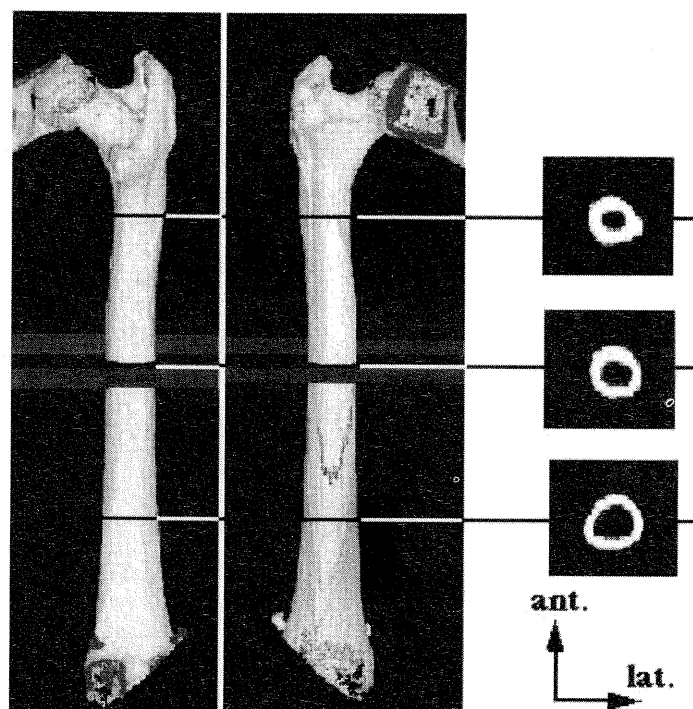


Figure 7

Cross-sectional images of the femoral diaphysis of the Arashiyama bipedal macaque at the 25, 50, and 75% levels. Images are calculated from a 3D reconstruction of the femur by using serial CT data.

口 頭 発 表 抄 録

B-04 霊長類における二足歩行と四足歩行のエネルギーコストは同じなのか

中務真人 (京大・理・自然人類)、平崎鋭矢 (阪大・人間科学・生物人類)、萩原直道 (京大・理・自然人類)、浜田穰 (京大・霊長研)

Are energetic costs for bipedalism and quadrupedalism same in primates?

Masato Nakatsukasa, Eishi Hirasaki, Naomichi Ogihara, Yuzuru Hamada

Japanese macaques that engage in traditional bipedal monkey performance are incomparably adept nonhuman bipeds and ideal experimental subjects to evaluate potential bipedal capability in nonhuman primates. We preliminarily report on their locomotor energetics. Subjects were two Japanese macaques. Experiments were conducted in a special chamber with a gas analyzer. Subjects walked quadrupedally and bipedally with various speeds (1.5-5.0km) on a treadmill. While walking bipedally, energetic expenditure increased by 20-30%. Locomotor costs increased linearly with speed and energetic expenditure was constantly higher in bipedalism. Our results contradict with those of Taylor and Rowntree (1973), who found bipedal and quadrupedal running required a same energetic cost in chimpanzees and capuchins. Although the reason for this inconsistency is unclear, caution should be exercised with general application of their arguments to other primates. However, we do not think that the energetic cost of bipedal walk is really "expensive" for these trained Japanese macaques. The energetic cost of bipedal walk at the velocity of 2.5 km/h is equivalent to that of 3.5km/h quadrupedalism. This result suggests high potentiality for bipedalism in non-human quadruped primates. Supported by JSPS Grant-in-Aid (#12440245).

Hirasaki E, Kumakura H, Matano S. (2002).

Head movement during locomotion in a gibbon and Japanese macaques.

The 19th Congress of International Primatological Society, Aug 4-9, Beijing, China.

This study examined head rotation and translation movements during locomotion in Japanese macaques (*Macaca fuscata*) and a gibbon (*Hylobates lar*). Subjects walked on a level surface at their natural walking velocities bipedally (both species) and quadrupedally (only Japanese macaques). Head rotation and translation in the sagittal and transverse planes during locomotion were determined in space coordinates using two infrared-ray-reflective markers (attached to the left canthus and tragus) and a video-based motion analysis system (ELITE, BTS, Italy). Limb movements were also recorded. The results showed that the head of the Japanese macaques oscillated vertically and laterally at frequencies corresponding to step and stride frequencies, respectively, during bipedal walking. Their amplitudes were within the range of a few centimeters. Rotatory motions of the head were essentially compensatory for head translations. That is, the head pitched down when its position was high, and rotated right when it translated left. These well-coordinated head rotation and translation were likely to maintain the stability of the gaze. The frequencies and magnitudes of linear acceleration of the head were well above the threshold for activating the linear vestibulocollic reflex, suggesting that this reflex could induce the head rotations that were compensatory for the head translations. No significant difference between bipedal and quadrupedal walking in the macaques was found except for the averaged head angular position, which showed that the head forward-tilted more during quadrupedal walking. The gibbon also showed coordinated head motions during bipedal walking, although their amplitudes were slightly larger than those of the Japanese macaques. The fact that the coordinated head rotation and translation were observed both in the two species and both during bipedal and quadrupedal walking suggests that the head movements during locomotion be well regulated in the manner of "top-down" control over the species, despite the different limb motions.

IS9-5

Energy expenditure for bipedal walking in Japanese macaques. NAKATSUKASA, Masato, HIRASAKI, Eishi, OGIHARA, Naomichi, YAMADA, Mana, and HAMADA, Yuzuru.

(Laboratory of Physical Anthropology, Kyoto University, Japan, nakatsuk@anthro.zool.kyoto-u.ac.jp, Osaka University, Japan (E. H.), and Kyoto University, Japan (N. O., M. Y., Y.H.).

Taylor and Rowntree (1973) found bipedal and quadrupedal running required a same energetic cost in chimpanzees and capuchins. Is this true for anthropoid primates in general? Bipedal monkey attractions have been developed widely in Asian countries. Japanese macaques that engage in traditional performance are trained to stand and walk bipedally daily for about one hour. We investigated locomotor energetics of these adept bipedal macaques. The experiment was conducted in a special chamber with a gas analyzer. The subjects (two individuals) walked quadrupedally and bipedally with various velocities (1.5-4.5km) on a treadmill within the chamber. The cost of quadrupedalism was almost equivalent to the published data in one subject although another one exhibited rather high values. While walking bipedally, energetic expenditure increased by 20-30% in both subjects. Locomotor costs increased almost linearly with velocity and energetic expenditure was always higher in bipedalism by 20-30%. The reason for this inconsistency with Taylor and Rowntree's (1973) result is unclear. However, we think it should be cautious to extend their result to anthropoids in general because studies of bipedal locomotor energetics are extremely scant. Supported by Grant-in-Aids from the JSPS (#12440245).

IS9-6

Do Highly-Trained Monkeys Walk Like Humans? HIRASAKI, Eishi; OGIHARA, Naomichi; HAMADA, Yuzuru; and NAKATSUKASA, Masato. (Dept Biol Anthropol,

Grade Schl Hum Sci, Osaka Univ, Japan, hirasaki@hus.osaka-u.ac.jp; Dept Phys Anthropol, Kyoto Univ, Japan; Inst Primate Res, Kyoto Univ, Japan.)

It has been revealed that Japanese macaques (*Macaca fuscata*) that have been trained to stand and walk bipedally for Sarumawashi-monkey performances show morphological changes in the musculoskeletal system, such as more robust limb bones, existence of lordosis, etc. (Preuschoft et al, 1988; Nakatsukasa et al, 1991; Hayama et al, 1992). These reports suggest that performing monkeys walk bipedally more efficiently than do untrained monkeys, but little is known about the kinematics of their walking. This study examined the kinematics of bipedal walking by bipedally-trained monkeys, and compared the results with those of untrained monkeys. The subjects (3 males) used in this study have been trained for at least two years to stand and walk bipedally. Two untrained monkeys were also tested. Movements of the hindlimb, trunk and head during locomotion on a treadmill were measured using a video-based motion analyzer (Frame-Dias, DKH). The results showed that the trained monkeys walked with longer and less frequent strides than did the ordinary monkeys. This was achieved by more extended hindlimb joints. The knee joint of the trained monkeys often showed the human like "double knee action." As a result of this hindlimb kinematics, the body of the trained monkeys translated up during the single-limb support phase, unlike ordinary monkeys in which the body translated up during the double-limb phase. These differences between the two groups were maintained over the range of walking velocities tested. Collaborated with Suo-Sarumawashi (Japanese monkey performance association). Supported by Japan Society for the Promotion of Science (#12440245).

Kinematics of bipedal locomotion in bipedally-trained Japanese macaques (monkey performance monkeys).

E. Hirasaki¹, N. Ogihara², Y. Hamada³, M. Nakatsukasa². ¹Osaka University, Dept. of Human Sciences, Laboratory of Biological Anthropology, Suita, Osaka, 565-0871, Japan, ²Kyoto University, Laboratory of Physical Anthropology, ³Kyoto University, Primate Research Institute.

Recent studies have revealed that the Japanese macaques (*Macaca fuscata*) that are highly trained to stand and walk bipedally (Monkey Performance monkeys) show morphological changes in the musculoskeletal system (e.g. more robust limb bones, existence of the lordosis etc). These reports suggest that they could walk bipedally more efficiently than the non-trained monkeys, but little is known about their kinematics. The aims of this study were to examine the kinematics of bipedal walking of the trained monkeys, and to compare the results with those of non-trained monkeys. The subjects (4 males) used in this study have been trained for at least two years to stand and walk bipedally. Two non-trained monkeys (ordinary macaques cared for common locomotor experiments) were also tested. Limb, trunk and head movements during locomotion on a treadmill at velocities of 1.5 to 5.0 km/h were measured using a video-based motion analyzer (Frame-Dias, DKH). The results revealed that the trained monkeys walked with longer stride and lower step frequency than did the non-trained subjects. This is achieved by more extended hindlimb joints. The knee joint often showed the human like "double knee action." As a result of this hindlimb kinematics, the body translated up during the single-limb support phase, unlike the case of the non-trained monkey in which the body translated up during double-limb phase. These differences between the two groups were kept over the range of walking velocities tested. Collaborated with Suo-Sarumawashi (Japanese monkey performance association). Supported by Japan Society for the Promotion of Science (#12440245).

Energetics of bipedal and quadrupedal walking in Japanese macaques.

M. Nakatsukasa¹, E. Hirasaki², N. Ogihara¹, Y. Hamada¹. ¹Laboratory of Physical Anthropology, Kyoto University, Kyoto, Kyoto, 6068502, Japan, ²Dept. of Biological Anthropology, Osaka University.

There is no living non-human primate in which bipedalism comprises a major positional component. This is an inherent problem to the study of human bipedal adaptations through cross-species comparative methods. However, specialized non-human bipeds can be obtained under experimental conditions. Bipedal monkey attractions have been developed widely in Asian countries. Japanese macaques that engage in traditional performance are trained to stand and walk bipedally daily for about one hour. We preliminarily report on their locomotor energetics. Since Taylor and Rowntree (1973), comparative locomotor energetics in non-human primates has rarely been studied. The experiment was conducted in a special chamber with a gas analyzer. The subjects walked quadrupedally and bipedally with various speeds (1.5-5.0km) on a treadmill. The cost of quadrupedalism was almost equivalent to the published data (Taylor et al., 1982). While walking bipedally, energetic expenditure increased by 20%. Locomotor costs increased linearly with speed and energetic expenditure was always higher in bipedalism by 20%. Our results contradict those of Taylor and Rowntree (1973), who found bipedal and quadrupedal running required a same energetic cost in chimpanzees and capuchins. The reason for the difference is unclear. However, we agree with them that bipedal vs. quadrupedal energetic Rubicon is not large. Indeed, these macaques can walk bipedally over a few km without interruption despite the extra locomotor cost. However, the ecological Rubicon (availability of food resources which can cover the extra cost) also should be considered if we further argue the price of bipedalism in non-human primates. Supported by Monkasho Grant (#12440245).